

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

par

Michel LAUNOIS
Expert en Acridologie

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

**INFLUENCE DU FACTEUR PLUVIOMÉTRIQUE
SUR L'ÉVOLUTION SAISONNIÈRE
DU CRIQUET MIGRATEUR
Locusta migratoria capito (Sauss.)
EN PHASE SOLITAIRE
ET SUR SA GRÉGARISATION A MADAGASCAR**

Soutenue le 18 septembre 1974 devant la Commission d'examen :

MM. J.	BERGERARD	Président
M.	VERDIER	Rapporteur
J.R.	LE BERRE	Examineur
N.	GERBIER	Examineur
J.	TÊTEFORT	Membre Invité

THÈSE

DE DOCTORAT D'ÉTAT ES SCIENCES NATURELLES

présentée

A L'UNIVERSITÉ DE PARIS-SUD
CENTRE D'ORSAY

par

Michel LAUNOIS
Expert en Acridologie

POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

INFLUENCE DU FACTEUR PLUVIOMÉTRIQUE
SUR L'ÉVOLUTION SAISONNIÈRE
DU CRIQUET MIGRATEUR
Locusta migratoria capito (Sauss.)
EN PHASE SOLITAIRE
ET SUR SA GRÉGARISATION A MADAGASCAR

Soutenue le 18 septembre 1974 devant la Commission d'examen :

MM. J.	BERGERARD	Président
M.	VERDIER	Rapporteur
J.R.	LE BERRE	Examineur
N.	GERBIER	Examineur
J.	TÊTEFORT	Membre Invité



TABLE DES MATIERES

AVANT-PROPOS

RÉSUMÉ	1
--------------	---

INTRODUCTION	4
--------------------	---

I - CARACTERES DE LA DÉPENDANCE DU CRIQUET MIGRATEUR PAR RAPPORT A SON MILIEU

A. Évolution saisonnière de l'aire de distribution	7
1 - Description des climats	7
2 - Caractères thermiques	8
3 - Caractères hydriques	8
B. Recherche des facteurs écologiques limitants du criquet migrateur	9
1 - Condition thermique de réponse du criquet migrateur au facteur hydrique	10
2 - Comparaison de l'évolution saisonnière des populations acridiennes et des précipitations	13
3 - Importance relative des précipitations dans l'optimum écologique de l'espèce	18
C. Existence d'un optimum pluviométrique mensuel	22
1 - Optimum pluviométrique mensuel de l'œuf	23
2 - Optimum pluviométrique mensuel de la larve	27
3 - Optimum pluviométrique mensuel de l'ailé	29
a. Comparaison des réponses des ailés de phase solitaire et des ailés de phase grégaire	31
b. Influence de la pluviométrie sur le déplacement des ailés	31
c. Influence de la pluviométrie sur le fonctionnement ovarien	33
Conclusions	39

II - RÉALISATION SPATIALE ET TEMPORELLE DE L'OPTIMUM PLUVIOMÉTRIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR.....

A. Réalisation de l'optimum pluviométrique pendant une année moyenne	41
1 - Saison des pluies	43
2 - Saison sèche	43
3 - Estimation des surfaces concernées par l'optimum pluviométrique	45
B. Variations interannuelles de réalisation de l'optimum pluviométrique	47
1 - Notion d'année moyenne	47
2 - Conditions de réalisation de l'optimum pluviométrique	49
3 - Particularités pluviométriques de chaque année	50
C. Classification des régions naturelles par rapport au criquet migrateur	52
1 - Généralités	52
a. Classifications climatologiques	52
b. Classifications en rapport avec le criquet migrateur	61
2 - Principe de la nouvelle classification	62
3 - Les grands ensembles de régions naturelles	66
4 - Description des aires acridiennes	71

a. Aire de multiplication initiale	73
b. Aire transitoire de multiplication	73
c. Aire de densation	75
Conclusions	76
III - INFLUENCE DES PRÉCIPITATIONS SUR L'ÉVOLUTION DU CRIQUET MIGRATEUR EN PHASE SOLITAIRE	77
A. Caractères généraux du cycle biologique du criquet migrateur à Mada- gascar	77
1 - Individualisation des reproductions	77
2 - Déplacement des ailés	78
3 - Réussite de chaque reproduction	80
4 - Facteurs de survie	81
B. Évaluation des populations imaginale en phase solitaire dans le Sud et le Sud-Ouest	81
1 - Données disponibles	83
2 - Évolution moyenne mensuelle du nombre d'ailés	83
3 - Variations interannuelles du nombre d'ailés	85
C. Évolution des populations solitaires dans les principales aires du Sud et du Sud-Ouest	88
1 - Aire de multiplication initiale	88
2 - Aire transitoire de multiplication	94
3 - Aire de densation	95
4 - Les ensembles fonctionnels d'aires complémentaires	97
D. Conditions pluviométriques favorisant l'expression de la phase solitaire ..	100
1 - Conditions pluviométriques limitant la multiplication du criquet migrateur	100
a. Fin de reproduction de saison sèche	100
b. Première reproduction de saison chaude	105
c. Deuxième reproduction de saison chaude	106
d. Troisième reproduction de saison chaude	107
2 - Conditions pluviométriques limitant les risques de concentration des ailés	108
a. Conditions spatiales	108
b. Conditions temporelles	109
Conclusions	109
IV - ROLE DE L'OPTIMUM PLUVIOMÉTRIQUE DANS LE DÉCLENCHEMENT DE LA GRÉGARISATION	111
A. Distinction entre les notions de grégarisation, de maintien en phase grégaire et de dégrégarisation	111
1 - Grégarisation	111
2 - Maintien en phase grégaire	111
3 - Dégrégarisation	112
B. Circonstances biométéorologiques nécessaires à un départ d'invasion ...	114
1 - Facteurs statiques de densation	114
2 - Facteurs dynamiques de densation	115
a. Accroissement brutal de la densité des ailés solitaires	116

b. Sédentarisation des parents	119
c. Groupement des pontes et synchronisation du développement embryonnaire	120
d. Agrégation des larves	120
e. Constitution de l'essaim primitif	120
f. Renforcement de la grégation	120
3 - Évolution spatiale et temporelle de la probabilité de grégation ...	121
4 - Caractères pluviométriques généraux de l'année ou des années précédant la grégation	125
5 - Aire de grégation et aire grégarigène	128
C. Variantes du schéma général des circonstances biométéorologiques néces- saires à la grégation	128
1 - Circonstances des deux derniers départs d'invasion	128
2 - Pullulations et grégations exceptionnelles	129
3 - Évolution possible de la probabilité de grégation	131
4 - Prévision des pullulations fondée sur la réalisation de l'optimum pluvio- métrique	133
D. Possibilité d'un système d'avertissement antiacridien	134
1 - Principe de l'avertissement	135
2 - Dispositif de surveillance et d'avertissement	135
3 - Évolution probable du système d'avertissement	137
Conclusions	137
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	140
BIBLIOGRAPHIE	146
ANNEXE 1 — Justification de la notion d'optimum pluviométrique à partir d'une étude du bilan hydrique du sol (communication personnelle de GERBIER N., 1974).	153
ANNEXE 2 — Carte toponymique au 1/2.000.000e du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar (I.G.N.)	155
ANNEXE 3 — Liste des régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar indiquées dans la figure 24, d'après DURANTON J.F. (1973) ..	156



Digitized by the Internet Archive
in 2026

AVANT - PROPOS

Les études dont il est fait mention dans le présent travail ont été accomplies pour la plupart dans le cadre du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523 de recherches sur le criquet migrateur malgache.

L'auteur a participé à l'exécution du Plan d'Opérations comme Expert en Acridologie de la Coopération Technique Française mis à la disposition du Gouvernement Malgache. Il a eu le privilège de travailler au sein d'une équipe pluridisciplinaire internationale de recherches écologiques regroupant agrométéorologistes, écobotaniste, acridologues et d'être le responsable scientifique de la Station de Recherches Acridiennes de Bétioky.

Grâce aux échanges d'informations entre les différents chercheurs et à la participation du personnel local, il a pu proposer une synthèse du problème acridien fondée sur l'existence d'un optimum pluviométrique de développement et de croissance du criquet migrateur. Les aspects pratiques de cette étude ont déjà servi à l'établissement des recommandations du Projet en vue d'assurer une lutte plus rationnelle, plus efficace et plus économique contre cet insecte ravageur des cultures.

Par suite de l'importance de la notion d'optimum pluviométrique sur le plan fondamental, il a été jugé utile de reprendre l'ensemble des études effectuées par l'auteur sur ce thème, avec l'accord de la Coopération Technique Française, pour montrer jusqu'à quel point l'étude approfondie d'un facteur écologique limitant, simple et saisonnier, peut conduire à une compréhension globale de la dynamique des populations acridiennes dans la nature. Ce texte est aussi une introduction aux études effectuées par les autres chercheurs sur des aspects particuliers du problème acridien à Madagascar.

J'ai rencontré de la part des responsables de la Coopération Technique Française, du Gouvernement Malgache et de l'Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture, une compréhension et une confiance qui ont largement contribué à la réalisation de ces recherches grâce à leur appui moral et matériel. Je dois souligner aussi la qualité du personnel de la Station de Recherches Acridiennes de Betioky dont j'ai coordonné les activités pendant trois ans sous l'autorité du Directeur du Projet PNUD/FAO et du Chef du Service de la Protection des Végétaux à Madagascar. Je n'oublie pas les relations fructueuses avec le Centre de Lutte et de Surveillance Antiacridiennes ainsi qu'avec le Groupe Aérien de Lutte.

J'ai travaillé au sein d'une équipe pluridisciplinaire de recherche, jeune, active, efficace, dirigée par Monsieur J. TETEFORT. Les chercheurs d'appartenances diverses, Madame M.H. LAUNOIS-LUONG, Messieurs R.J. ANDRIANASOLO, T.O. DARNHOFFER, J.F. DURANTON, M. LECOQ et W. MULLER, ont tous été pour moi des amis et de précieux interlocuteurs.

Enfin, je ne me souviens pas sans émotion de tous les Malgaches dont l'éternel sourire a été souvent un grand réconfort dans des conditions de vie parfois précaires.

J'ai une dette de reconnaissance particulièrement lourde envers Monsieur le Professeur J.R. LE BERRE qui m'a accueilli dans le laboratoire d'Entomologie et d'Écophysiologie expérimentales pour rédiger cette thèse et a consacré beaucoup de son temps pour m'aider, par ses critiques et ses conseils, à tirer le meilleur parti possible de mes documents. Je le remercie vivement des nombreux entretiens scientifiques qu'il m'a accordé depuis 1967, soit en France, soit à Madagascar. Ils ont certainement contribué pour beaucoup à ma formation, tout en me laissant une large initiative. Je souhaite que ce travail soit à la hauteur des enseignements que j'ai reçus.

Monsieur le Professeur M. VERDIER a accepté d'être le rapporteur de ma thèse, ce qui est pour moi un très grand privilège. En dépit de ses nombreuses activités, il a étudié et discuté cette étude très attentivement. J'ai rencontré auprès de lui une compréhension exceptionnelle quant à l'ampleur que je souhaitais donner à mes recherches. Ses suggestions m'ont non seulement permis de clarifier mon texte mais encore de préparer l'avenir à partir de conceptions scientifiques plus diversifiées.

Monsieur le Professeur J. BERGERARD me fait l'honneur d'accepter d'être le Président du Jury, assurant ainsi une continuité avec ma thèse de 3^e cycle à laquelle il avait déjà participé à ce titre. Je tiens beaucoup à le remercier de l'intérêt qu'il porte à mon travail et suis heureux de le soumettre à son jugement.

Monsieur N. GERBIER, Chef du Service de l'Agrométéorologie auprès de la Direction Générale de la Météorologie Nationale, a suivi mon étude bio-météorologique plusieurs années de suite grâce à sa participation au Projet en tant que Consultant des Nations-Unies. Sa présence dans le Jury est très appréciée car le sujet traité est de type interdisciplinaire. C'est pourquoi, je le remercie vivement de bien vouloir examiner mon travail et de me faire bénéficier de ses critiques.

Monsieur J. TETEFORT, Directeur à l'ORSTOM et Directeur du Projet de Recherches des Nations-Unies a facilité les recherches en mettant à ma disposition tous les moyens dont il disposait. Je suis très heureux de le remercier pour ses encouragements et ses conseils et d'avoir pu travailler au sein de l'équipe qu'il a dirigée.

La dactylographie a été assurée par Mademoiselle M. BROUARD, Secrétaire du laboratoire d'Entomologie et d'Écophysiologie expérimentales. J'associe dans mes remerciements Mademoiselle M.O. AUBERT qui s'est occupée de la duplication des illustrations et Monsieur C. GAGNEPAIN dont les conseils m'ont été très utiles.

Tous mes remerciements vont enfin aux nombreuses personnalités qui ont participé à la réalisation de cette étude, soit par des échanges d'idées, soit par des encouragements.

RÉSUMÉ

Depuis près d'un demi-siècle, il est parfaitement connu que le criquet migrateur ***Locusta migratoria capito*** (Sauss.) a des préférences hygrométriques et hydriques particulières par rapport aux gradients hydriques dont il dispose dans son aire de distribution. De plus, les pluies ont une action favorable ou défavorable sur la dynamique des populations solitaires ou grégaires selon leur abondance et leur fréquence. Tous les auteurs ont insisté sur l'importance de l'excès ou du manque d'eau pour expliquer les grands évènements acridiens (natalité — mortalité — dispersion) mais ils n'ont pas réellement quantifié les valeurs optimales hygrométrique, hydrique et pluviométrique dont l'existence était cependant implicitement admise.

Cette étude se propose, non pas de définir les optimums hygrométriques et hydriques de l'insecte à l'état embryonnaire, larvaire ou imaginal, mais de considérer ceux-ci comme faisant partie d'un optimum pluviométrique puisque les pluies constituent la principale source d'eau en climat semi-aride et aride. **Par optimum pluviométrique, nous désignons l'intervalle pluviométrique à l'intérieur duquel le criquet migrateur a le maximum de chances de découvrir des conditions hygrométriques et hydriques hautement compatibles avec son développement et sa croissance**, compte tenu des variations possibles de l'effet des pluies par suite de l'intervention des facteurs locaux.

Cette notion nous a conduit à développer deux aspects de la dépendance pluviométrique de l'insecte :

- estimation de la valeur écologique des différentes pluviométries pour le criquet migrateur, ce qui permet d'une part de définir quantitativement l'optimum pluviométrique, d'autre part de juger de la valeur la plus probable des pluies ne réalisant pas cet optimum (définition de l'excès de sécheresse et de l'excès d'humidité) ;
- utilisation de la notion d'optimum pluviométrique de développement du criquet migrateur en tant que critère d'appréciation de la valeur potentielle du milieu pour l'insecte.

Pour des raisons pratiques, nous avons choisi le mois comme unité de mesure des temps. Il s'agit donc de définir un optimum pluviométrique mensuel. Les documents personnels (1969 à 1973) sont confrontés à des documents inédits d'archives acridiennes (1938-1972).

Dans le premier chapitre, les caractères de la dépendance du criquet migrateur vis-à-vis de son milieu sont étudiés selon trois étapes : l'évolution climatique saisonnière de son aire de distribution, la recherche des facteurs écologiques limitants et la mise en évidence d'un optimum pluviométrique mensuel. Il est montré comment les centres d'action sur la circulation des masses d'air entraînent une évolution pluviométrique particulière dans l'Ile, surtout sur le versant Ouest où deux saisons sont bien tranchées : alternance d'une saison fraîche et sèche avec une saison chaude et humide. Le principal facteur écologique pour l'espèce en général limitant l'expansion du criquet migrateur est la température.

L'optimum thermique de développement et de croissance du criquet migrateur est un intervalle de températures moyennes mesurées sous abri à l'intérieur duquel l'acridien a le maximum de chances de satisfaire toutes les formes de son activité et de sa reproduction en fonction de l'amplitude des conditions thermiques journalières et des autres facteurs de l'environnement. Il est réalisé à partir de 25°C de température moyenne. La limite supérieure n'intervient pas dans les conditions naturelles de l'Ile. Grâce au pouvoir d'échauffement du sol, l'optimum thermique d'incubation des œufs est généralement atteint à partir de cette température.

Pendant toute la saison chaude, l'optimum thermique est presque toujours réalisé. Le facteur hydrique devient alors le facteur écologique le plus important bien que d'autres éléments du milieu (type de formations végétales, nature du sol, topographie) diversifient l'effet des pluies. Pour chacun des stades biologiques (œuf, larve et ailé) et phasaires (solitaire et grégaire), l'influence de la pluviométrie sur le développement et la croissance est différente, mais l'optimum pluviométrique se situe très généralement entre 50 et 100 (150) mm d'eau

par mois. Le criquet migrateur est un acridien typiquement mésohygrophile par rapport à l'ensemble des milieux représentés dans son aire d'habitat. L'apparition de l'optimum pluviométrique sur une région donnée permet un pronostic concernant l'évolution du milieu dans un sens bénéfique pour l'acridien.

Le deuxième chapitre est consacré à l'étude de la réalisation spatiale et temporelle de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur dans l'ensemble de son aire d'habitat, puis plus précisément dans le Sud et le Sud-Ouest de l'Ile qui est la zone acridienne la plus importante. Nous avons montré que l'insecte ne peut rencontrer des conditions pluviométriquement optimales que pendant une période limitée en octobre et avril dans le Nord-Ouest et de novembre à mars dans le Sud et le Sud-Ouest.

L'évolution pluviométrique est discutée pendant une année moyenne (intégration de 20 années d'observations) et dans ses variations interannuelles, car dans les régions à pluviosité annuelle faible, l'irrégularité pluviométrique d'une saison chaude à la suivante est très grande. Cette étude, fondée sur l'existence d'un optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur, nous a conduit à proposer une nouvelle classification des régions naturelles mieux adaptée à la biologie de l'insecte que les classifications climatologiques ou acridologiques antérieures.

Dans l'aire de dispersion du criquet migrateur à Madagascar, en dehors des aires limites, trois ensembles écologiques pluviométriquement complémentaires en saison chaude sont distingués :

- l'aire de multiplication initiale ;
- l'aire transitoire de multiplication ;
- l'aire de densation.

La dénomination de ces aires est discutée. Chacune d'elles est décrite par rapport aux caractères d'évolution pluviométrique et de formations végétales intervenant dans la définition de l'optimum écologique du criquet migrateur. L'intérêt de la notion d'optimum pluviométrique est donc de permettre une classification rationnelle des régions naturelles en fonction de leur signification écologique la plus fréquente pour l'acridien.

Le troisième chapitre aborde l'étude de l'influence des précipitations sur l'évolution du criquet migrateur en phase solitaire. A partir des connaissances acquises précédemment, le schéma le plus probable de l'évolution saisonnière du criquet migrateur à Madagascar est décrit : individualisation des reproductions, déplacement des aîlés, réussite de chaque reproduction. Pour le Sud et le Sud-Ouest, l'importance des populations imaginaires de 1965 à 1972 est établie mensuellement grâce au recensement des zones potentiellement favorables à la colonisation de l'acridien. Dans chacune des aires déjà définies, les caractéristiques de l'évolution des populations solitaires sont dégagées.

L'optimum pluviométrique permet de rendre compte des phénomènes les plus importants bien que d'autres facteurs puissent intervenir. Ainsi, l'existence de voies privilégiées de déplacement des aîlés solitaires nous a conduit à distinguer quatre ensembles écologiques d'aires complémentaires. A partir d'exemples précis, les conditions pluviométriques favorisant l'expression de la phase solitaire sont définies selon qu'elles limitent la multiplication du criquet migrateur ou le risque de concentration des aîlés. Cet aspect pluviométrique sur le maintien dans la phase solitaire prépare l'étude de la transformation phasaire.

Le quatrième chapitre traite du rôle de l'optimum pluviométrique dans le déclenchement de la grégarisation. Il est d'abord fait une distinction entre la grégarisation, le maintien en phase grégaire et la dégrégarisation pour bien définir le niveau de l'étude utilisant les connaissances acquises dans les trois premiers chapitres.

Dans la nature, le déclenchement du passage de la phase solitaire à la phase grégaire est initialement provoqué par une densation des aîlés. Les facteurs statiques et dynamiques

de densation sont successivement décrits. Il en résulte que la probabilité maximale de grégarisation est limitée dans le temps à la période pluvieuse de la saison chaude et dans l'espace à l'aire de densation. La grégarisation est largement facilitée si l'optimum pluviométrique se maintient à partir du mois de décembre pendant plusieurs mois consécutifs sur une aire d'accumulation des ailés, correspondant à l'aire de densation dans le Sud - Sud-Ouest. Pour obtenir la réalisation simultanée de toutes les circonstances biométéorologiques nécessaires à un départ d'invasion, les caractères pluviométriques généraux des saisons précèdent la grégarisation sont les suivants :

- première saison chaude pluviométriquement inférieure à la moyenne,
- saison fraîche pluviométriquement supérieure à la moyenne,
- deuxième saison chaude pluviométriquement très supérieure à la moyenne.

A Madagascar, la probabilité de grégarisation est considérablement renforcée par les facteurs statiques du milieu (restriction des surfaces colonisables et des surfaces favorables — cloisonnement des stations), c'est pourquoi l'aire de densation est assimilable à une aire de grégarisation potentielle dans les conditions actuelles. Le schéma général des circonstances biométéorologiques devant permettre une invasion généralisée est relativement simple à comprendre par suite de l'importance prépondérante de l'optimum pluviométrique. Mais il est rare que tous les facteurs soient simultanément réunis, c'est pourquoi, dans la réalité, les départs d'invasion sont beaucoup moins brusques. Les populations grégaires de faible importance augmentent l'aptitude des populations solitaires à rester groupées dès leur arrivée dans l'aire de densation. Les essaims formés peuvent rester confinés pendant plusieurs années successives dans le Sud-Ouest sans coloniser le Nord-Ouest. Pourtant, le schéma général de la grégarisation reste valable même dans le cas des grégarisations exceptionnelles.

Il est probable que les conditions statiques de grégarisation changeront dans un avenir proche par suite de l'évolution rapide du milieu sous l'influence de l'homme.

L'importance de l'optimum pluviométrique pour la prévision des pullulations est démontrée par la corrélation existant entre la pluviométrie et la signalisation des pullulations durant les 22 dernières années (1950 à 1972). Dans 95 % des cas étudiés, l'optimum pluviométrique est impliqué dans la formation des pullulations. En conséquence, il est possible de mettre en place un véritable système d'avertissement antiacridien dans l'aire grégarigène du criquet migrateur. Il est fondé sur l'observation de la persistance de l'optimum pluviométrique 2 ou 3 mois consécutifs sur une même aire rendant probable l'apparition de pullulations larvaires et imaginaires, surtout si celui-ci a lieu de décembre à février dans l'aire de densation.

En conclusion, l'optimum pluviométrique permet une interprétation cohérente de la dynamique des populations solitaires et grégaires. Il montre surtout que la grégarisation se produit dans des conditions précises dont les principales sont maintenant mieux connues.

Le déclenchement des invasions du criquet migrateur dépend essentiellement des conditions externes telles que le climat et la végétation. Il est cependant incontestable que les modifications phasaires renforcent les caractères de résistance au milieu et permettent à l'espèce une meilleure survie climatique surtout en saison fraîche et sèche. De plus, le maintien actif de la cohésion des formations grégaires rend inutile les effets d'accumulation des ailés par suite du système de vent ou des types de paysage. En d'autres termes, le maintien en phase solitaire comme en phase grégaire peut se faire pendant des années climatologiquement banales. Par contre, le passage de la phase solitaire à la phase grégaire et inversement ne peut avoir lieu que pendant des années pluviométriquement exceptionnelles.

Enfin, les possibilités de généralisation, après adaptation, des principes méthodologiques utilisés pour cette étude à d'autres acridiens dans le monde sont examinées.

INTRODUCTION

L'aire de distribution du criquet migrateur malgache, *Locusta migratoria capito* (Sauss.) (*) s'étend sur plus de 22 millions d'hectares de formations herbeuses du versant ouest de Madagascar. La principale originalité de l'île est la grande diversité des paysages géographiques (PAULIAN, 1961). Dans le Sud et le Sud-Ouest, DURANTON (1973) distingue 21 régions naturelles formées de 109 sous unités régionales. L'acridien dispose donc de biotopes extrêmement variés, distribués dans l'espace selon une mosaïque complexe dont l'évolution saisonnière détermine chaque année de nouvelles combinaisons de milieux.

Comme le criquet migrateur africain, *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.), (DES-CAMPS, 1962), le criquet migrateur malgache s'adapte aux conditions changeantes de son environnement principalement grâce à sa faculté de déplacement. TETEFORT, DECHAPPE et RAKOTOHARISON (1966) ont montré, grâce à des opérations de marquages et recaptures, que les ailés isolés sont capables de déplacements à grandes distances (300 km).

ZOLOTAREVSKY (1930 et 1933) est le premier auteur à noter l'électivité du criquet migrateur vis-à-vis d'une certaine gamme d'humidité sur les stations. Il observe des mouvements journaliers en fonction des variations de l'humidité relative et rapproche les déplacements saisonniers intrastationnels du dessèchement progressif des biotopes. Les ailés colonisent successivement des zones qui présentent temporairement des conditions hydriques semblables. Tout se passe comme si le criquet migrateur tentait de se maintenir dans des conditions moyennes d'humidité (60 % d'humidité relative pour les ailés et 70 % pour les larves). Or, la valeur du milieu est très instable du point de vue hydrique par suite de l'alternance des pluies et des périodes sèches. L'ailé se déplace, fuyant l'excès de sécheresse comme l'excès d'humidité, et part à la rencontre d'un environnement plus favorable. Les larves montrent aussi des préférences très nettes vis-à-vis de l'humidité en se répartissant dans différentes strates des formations herbacées selon des conditions ambiantes. Dans le cas de gradient hydrique brutal le long des pentes, les larves se déplacent des bas-fonds vers les sommets en saison des pluies et inversement en saison sèche (LOUVEAUX, 1972 et LECOQ, 1972a). **Le comportement du criquet migrateur révèle son tempérament mésohygrophile par rapport à l'ensemble des milieux représentés dans son aire d'habitat.**

Les exigences hygrométriques manifestées par le criquet migrateur correspondent à des besoins hydriques précis à chacun des stades biologiques : œuf, larve ou ailé. L'humidité édaphique est un élément indispensable pour le développement de l'embryon. En général, les femelles choisissent les lieux de ponte les plus propices à l'incubation des œufs (FARROW, 1970). Le manque comme l'excès d'eau sont néfastes pour le développement (REMAUDIERE, 1948 et WINTREBERT, 1970) soit directement en agissant sur l'embryon, soit indirectement en favorisant l'action des facteurs biotiques de destruction. Pour les larves et les adultes, lorsque l'humidité de l'air devient trop faible, la végétation consommée perd beaucoup de sa valeur nutritive, ce qui entraîne une situation de jeûne partiel et l'activité motrice augmente considérablement (M. LAUNOIS et LECOQ, 1974a et 1974b). De plus, les pertes d'eau dues à l'évaporation ne peuvent pas être complètement compensées par un apport d'eau alimentaire. La recherche de milieux plus humides se fait selon un système de déplacements au hasard ou orientés amenant progressivement l'individu à se sédentariser dans des conditions hydriquement optimales ou moins défavorables que celles qu'il vient de fuir (LECOQ, 1973a). En cas de trop forte humidité, l'excitabilité des individus s'accroît aussi sans que le facteur alimentaire intervienne.

(*) *Locusta migratoria capito* (Sauss.) a été identifié à *Locusta migratoria migratorioïdes* (Reich. et Fairm.) par WINTREBERT (1970) d'après des critères morphométriques. D'autres critères devraient être pris en considération avant d'adopter la nouvelle nomenclature.

Il aurait été possible de procéder soit à un ensemble de mesures microclimatiques pour préciser les limites hygrométriques entre lesquelles le criquet migrateur tente de se maintenir, soit à des mesures de la teneur en eau des différents types de sol. **Cette approche de l'optimum hygrométrique et hydrique de l'acridien est cependant nécessairement limitée**, aucune mesure de ce type n'étant effectuée habituellement dans l'ensemble de l'île. Or, excepté sur une étroite bande côtière, l'humidité relative de l'air au niveau du criquet migrateur dépend de l'approvisionnement hydrique du tapis végétal, donc de l'humidité du sol, elle-même tributaire des pluies. Aussi, il a paru préférable de **transposer la notion d'optimum hygrométrique et hydrique au niveau pluviométrique** pour avoir des possibilités de généralisation réellement plus importantes.

De tous temps, les pluies ont été considérées comme le facteur écologique discriminant influant sur la densité des populations acridiennes surtout en début de saison des pluies (pluies primaires selon la nomenclature de TETEFORT et WINTREBERT, 1963). ZOLOTAREVSKY (1930 et 1933), FRAPPA (1938), BRENIERE (1957), TETEFORT (1953, 1959, 1966 et 1969), TETEFORT et WINTREBERT (1966) et WINTREBERT (1970) ont, chacun à leur manière, insisté sur l'intérêt d'étudier en détail ce facteur sous climat semi-aride et aride où l'essentiel de l'apport en eau, si important pour la végétation, est fourni par les pluies. Cependant, la plupart des auteurs ont parfaitement fait la distinction entre des précipitations trop faibles ou trop fortes pour l'acridien sans avoir tenté de préciser quantitativement ce qu'il fallait entendre par «pluviométrie favorable». Et pourtant, la notion d'optimum pluviométrique était implicitement admise. L'étude de la dépendance hydrique et hygrométrique du criquet migrateur vis-à-vis de son milieu au niveau pluviométrique devrait donc en premier lieu confirmer l'existence d'un optimum pluviométrique de développement et de croissance des états embryonnaire, larvaire et imaginal. **Pour tenir compte de la diversité de l'effet des pluies en fonction des autres facteurs du milieu, l'optimum pluviométrique ne désigne pas une pluviométrie particulière mais une gamme de pluviosité à l'intérieur de laquelle le criquet migrateur a le maximum de chances de découvrir des conditions hygrométriques et hydriques optimales pour son développement et sa croissance.**

L'échelle de temps choisi est le mois pour utiliser en complément de nos observations, les données des archives acridiennes et météorologiques. L'optimum pluviométrique mensuel est une expression particulière et limitée de l'optimum écologique de l'espèce en regard duquel il devra être replacé pour situer son importance véritable et surtout son niveau d'intervention dans la dynamique des populations naturelles.

Si l'apparition de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur sur une région donnée entraîne dans la très grande majorité des cas une amélioration des qualités de l'environnement potentiellement bénéfiques pour l'acridien, ce critère nous permet une étude générale sur l'ensemble de Madagascar des lieux et des périodes de l'année où le criquet migrateur peut se multiplier dans des conditions hydriquement optimales. De même, la possibilité d'apprécier objectivement la valeur potentielle de chaque région naturelle pour chaque mois de l'année permet de les regrouper en grands ensembles écologiques correspondant à des types d'environnement différents pour l'insecte. La base de cette étude est assurée par l'établissement des cartes isohyètes mensuelles de janvier 1938 à décembre 1972, soit pendant 35 années consécutives (DARNHOFER, 1973d ; DARNHOFER et LAUNOIS M., 1973). Le déroulement le plus probable de l'évolution saisonnière du criquet migrateur à Madagascar pouvant être précisé, l'interprétation pluviométrique de l'évolution des populations solitaires devient alors réalisable en se référant à des études personnelles des quatre dernières années (1969-1973) et de l'exploitation des archives acridiennes (1965-1972) jusqu'alors inutilisées. Dans chacun des ensembles écologiques de l'aire d'habitat du criquet migrateur, l'évolution saisonnière des populations sera décrite en fonction de l'optimum pluviométrique pour une année moyenne et pour chaque année particulière. La possibilité de prévoir l'évolution d'une reproduction connaissant les caractéristiques de la reproduction précédente sera notamment examinée à partir de situations précises dont une généralisation est possible. L'optimum pluviométrique apparaissant être un facteur de

pullulation, le maintien en phase solitaire sera facilité si l'évolution pluviométrique mensuelle a lieu selon des modalités à préciser.

Dans certaines conditions, le criquet migrateur exprime sa grégariaptitude (UVAROV, 1921 à 1928). Les connaissances acquises sur l'évolution générale des populations solitaires seront utilisées pour décrire l'ensemble des conditions biométéorologiques devant être réalisées pour que la transformation phasaire se déclenche dans le sens du passage de l'état solitaire à l'état grégaire par les formes intermédiaires : **transiens congregans**. La place de l'optimum pluviométrique sera discutée par rapport aux autres facteurs statiques et dynamiques de grégariisation. Dans le cas où elle serait prépondérante, l'éventualité d'un système d'avertissement devra être considérée.

En définitive, il s'agit d'examiner dans quelle mesure, l'étude d'un facteur simple, limitant et périodique comme la pluviométrie, permet de comprendre globalement la dynamique des populations solitaires et les conditions dans lesquelles se déclenche la grégariisation du criquet migrateur à Madagascar. Si le but poursuivi est atteint, les possibilités de généralisation méthodologique à l'étude d'autres acridiens dans le monde seront considérées pour réinsérer ce travail dans un cadre d'investigations beaucoup plus vaste.

I – CARACTERES DE LA DEPENDANCE DU CRIQUET MIGRATEUR PAR RAPPORT A SON MILIEU

Par suite de l'étendue latitudinale et altitudinale de son aire de distribution, le criquet migrateur malgache vit dans des régions soumises à des climats très variés. Acridien plurivoltin, (FRAPPA in TETEFORT, 1953), doué d'un potentiel reproducteur élevé (WINTREBERT, 1970 et LAUNOIS M., 1972a) inféodé aux groupements herbacés (ZOLOTAREVSKY, 1930 et 1933, DURANTON, 1972a et LAUNOIS M.H., 1972b, 1973a et 1973b), ne colonisant qu'exceptionnellement les formations arborées ou arbustives en phase solitaire (WINTREBERT, 1973), le criquet migrateur malgache ne peut échapper aux variations climatiques de son aire d'habitat par une diapause embryonnaire ou imaginale franche (VERDIER, 1970b). Lorsque les conditions sont défavorables, il ne dispose que d'une possibilité de quiescence embryonnaire (WINTREBERT, 1970) insuffisante à elle seule pour assurer la survie de l'espèce.

La principale adaptation du criquet migrateur à l'instabilité du milieu est sa faculté de déplacement à l'état imaginal. Elle lui permet de rechercher un équilibre avec son environnement. Celui-ci est toujours temporaire à cause du changement saisonnier de ses biotopes. La description des principales caractéristiques climatiques des différentes régions de son aire d'habitat est faite surtout par rapport à l'évolution spatiale et temporelle des caractères thermiques et hydriques. Les facteurs écologiques limitants sont déterminés en comparant l'évolution des populations acridiennes avec celle des facteurs de contrastes saisonniers comme les précipitations. La mise en évidence du facteur pluviométrique amènera alors à rechercher si un optimum pluviométrique de développement et de croissance du criquet migrateur peut être dégagé par rapport à l'optimum écologique de l'espèce.

A. EVOLUTION SAISONNIERE DE L'AIRE DE DISTRIBUTION

1. Description des climats.

Les régions climatiques sont généralement décrites (ATLAS DE MADAGASCAR, 1969) en tenant compte de la hauteur annuelle des précipitations, la température moyenne des mois les plus frais, l'altitude et le nombre de mois de l'année où la pluviosité est nulle ou presque.

Du fait de sa position latitudinale 12° Sud à 25°-30' Sud, Madagascar est soumise à des températures annuelles moyennes élevées, partout supérieures à 15°C, sauf dans les régions d'altitude élevée. Au cours de l'année, il existe toujours une saison sèche dont la durée et la rigueur sont nuancées en fonction des conditions régionales : altitude, continentalité, exposition aux vents et aux masses d'air humides ou sèches. Traditionnellement, deux grands ensembles climatiques et géographiques sont distingués dans l'Ile :

- l'un au vent est caractérisé par des pluies abondantes, une saison sèche courte et peu différenciée, des températures modérées, une forte humidité persistante. Il s'apparente surtout au versant Est.
- l'autre sous le vent est défini par des saisons plus contrastées, des températures moyennes annuelles plus élevées. Il est représenté par le versant Ouest.

Les régions orientales, une partie des Hautes Terres du massif central et de la côte nord-ouest sont classées parmi les zones tropicales humides et tropicales d'altitude. Des enclaves du type tropical d'altitude apparaissent dans le domaine tropical sec notamment au niveau des massifs de l'Isalo, du Makay et de l'Analavelona.

L'Ouest, le Sud-Ouest et le Sud font partie des zones de climat tropical sec et semi-aride. Un contraste accentué apparaît entre la saison sèche (durée 6 à 8 mois) et la saison humide ; l'effet de continentalité peut devenir important, la moyenne thermique est plus élevée.

Dans le versant ouest où se trouve l'essentiel de l'aire d'habitat du criquet migrateur, deux climats sont distingués en fonction de la sécheresse :

- l'un est de type **tropical sec**, représenté dans l'Ouest et le Nord-Ouest par des précipitations localisées en été (hémisphère austral), une diminution de la pluviométrie annuelle, un raccourcissement de la saison pluvieuse en raison de l'arrivée plus tardive et du retrait plus précoce des masses d'air ayant perdu leur humidité plus au nord.
- l'autre est de type **semi-aride**. Il concerne le Sud et le Sud-Ouest. L'augmentation de la sécheresse favorise en contre-partie des moyennes thermiques annuelles encore fortes malgré la latitude. La saison pluvieuse est courte, les précipitations sont généralement faibles, peu renforcées par des pluies frontales méridionales. Le Sud - Sud-Ouest est la région la plus sèche de l'Ile par suite de l'existence de courants froids le long des côtes renforçant le déficit pluviométrique.

2. Caractères thermiques

D'après RAVET (1948), les températures généralement élevées sont nuancées en fonction de la latitude, l'altitude (facteur majeur de différenciation), la continentalité, la circulation atmosphérique générale (régime des alizés, pluviométrie de type foehn), les brises de terre et de mer (effet jusqu'à quelques dizaines de kilomètres à l'intérieur des terres), les courants marins, la nature du sol, la couverture végétale. L'interférence de tous ces facteurs amène la différenciation de trois zones principales dans l'Ile :

- Les Hautes Terres et massifs montagneux où la température moyenne annuelle est égale ou supérieure à 20°C, l'amplitude thermique est de l'ordre de 6 à 8°C.
- L'Ouest où les températures dépassent 25°C (amplitude thermique 5 à 6°C).
- L'Est (amplitude thermique 5 à 7°C), le Sud et le Sud-Ouest (amplitude thermique 6 à 7°C) font partie des régions de transition.

Sur le versant Ouest, il existe des enclaves thermiques chaudes dues aux effets de l'alizé descendant, l'altitude plus faible, la sécheresse plus forte de l'air, la continentalité plus accusée. Le Sud est soumis saisonnièrement aux hautes et aux basses températures par suite de sa latitude.

3. Caractères hydriques

La cinétique des précipitations à Madagascar dépend des particularités de la circulation générale de l'air dans cette région de l'Océan Indien soumise essentiellement à des influences tropicales sauf dans l'Extrême Sud qui subit des influences de la zone tempérée à certaines périodes de l'année.

Le centre d'action principal est l'anticyclone subtropical du sud-ouest de l'Océan Indien. Des vents de secteur est véhiculent des masses d'air tièdes et humides (Alizés). Après avoir franchi la falaise orientale (ligne de crête séparant le versant Est du versant Ouest), les masses d'air sont touchées par un phénomène de subsidence à grande échelle au fur et à mesure qu'elles redescendent vers l'ouest ou vers le sud. Pendant l'été austral, l'anticyclone se déplace vers le sud-est, son influence directe devient moins permanente sur la circulation de l'air au dessus de Madagascar. En été, ce retrait relatif favorise l'arrivée de la zone des basses pressions intertropicales au nord de l'Ile. Les masses d'air apportées par des vents du nord-ouest sont chaudes, humides, instables (mousson). Leur rencontre avec celles de l'alizé forment une zone de convergence intertropicale rarement assimilable à un front, mais augmentent néanmoins la probabilité d'apparition des phénomènes convectionnels et orageux. Dans le même temps, par effets thermiques et dynamique de l'alizé, un thalweg se creuse en dépression fermée dans le canal du Mozambique. Des vents d'ouest apportent un air chaud, humide, très instable, sur la moitié occidentale de l'Ile. L'action conjuguée de ces trois éléments entraîne une saison des pluies qui peut atteindre 4 à 5 mois consécutifs au nord-ouest. A toutes les périodes de l'année, le Sud peut subir des pluies provoquées par le passage de fronts froids méridionaux mais les apports d'eau restent faibles.

La pluviométrie mensuelle peut être considérablement modifiée d'une année à l'autre par suite de pluies très fortes surtout en été, liées au passage de cyclones tropicaux dont la trajectoire est souvent complexe. Les effets sont statistiquement moins importants sur les côtes sud que sur les côtes nord, et à l'intérieur des terres que sur les côtes. D'après DARNHOFFER (1973a), l'importance de ce facteur ne doit cependant pas être surestimée dans le Sud et le Sud-Ouest. Localement, la pluviométrie est nuancée par les facteurs géographiques dont les principaux sont : la latitude, la continentalité, les courants marins, le relief. Les mouvements convectifs de l'air sont suivis généralement de fortes précipitations. A l'inverse, les mouvements de subsidence amoindrissent les chutes de pluies.

Par la translation latitudinale des centres d'actions, en corrélation avec le mouvement apparent du soleil, deux saisons sont souvent bien individualisées au cours de l'année :

- **La saison sèche** qui s'étend d'avril à octobre. Seuls l'anticyclone indien et quelques fronts méridionaux ont encore une influence surtout sur le versant oriental. Par contre, à l'ouest, la subsidence généralisée entraîne un ciel dégagé de tout nuage, et une faible humidité atmosphérique.
- **La saison humide** de novembre à mars, s'explique par des interférences entre les centres d'action générateurs de pluies plus complexes. Généralement, la « mousson » commence vers l'ouest et son action se renforce en décembre où elle devient alors sensible dans le sud. Le maximum de pluies est atteint en janvier et février où les masses d'air instables soumises à des convections thermiques et orographiques engendrent d'importantes précipitations. En février, puis en mars, la zone pluvieuse se rétracte vers le nord tandis que le régime des alizés est à l'origine des pluies sur la côte Est.

Le contraste entre le caractère constamment humide du versant Est et la répartition saisonnière des pluies partout ailleurs est frappant. **Le Sud apparaît être la zone où la pluviosité est la plus faible, par suite de l'action conjuguée de plusieurs facteurs : éloignement du centre d'action maximale de la mousson, faibles effets du passage de fronts froids, effet de Foehn en régime des alizés.**

L'aire de distribution du criquet migrateur est limitée aux régimes sous le vent (alizé), c'est-à-dire aux climats contrastés. Dans cette aire, l'évolution des milieux n'est pas synchrone surtout du point de vue pluviométrique, aussi l'aire de distribution de l'acridien est-elle assimilable à une mosaïque complexe due à la conjugaison de facteurs écologiques statiques très variés (relief, sol, tapis végétal) et de facteurs écologiques dynamiques tels que la température, les pluies et l'état physiologique de la végétation (PAULIAN, 1961 ; BATTISTINI, 1964 et DURANTON, 1973).

B. RECHERCHE DES FACTEURS ÉCOLOGIQUES LIMITANTS DU CRIQUET MIGRATEUR.

D'après MONDCHASKY (1958, 1961 et 1962), les facteurs périodiques du milieu ont généralement une action différente sur les êtres vivants selon qu'ils sont d'ordre primaire ou secondaire. Les facteurs primaires telles la température et la lumière agissent plutôt sur l'aire de répartition de l'espèce, tandis que les facteurs secondaires comme les pluies, l'humidité relative et l'alimentation influent particulièrement sur la densité des populations comme d'autres facteurs non périodiques (facteurs édaphiques, compétition intra et interspécifique).

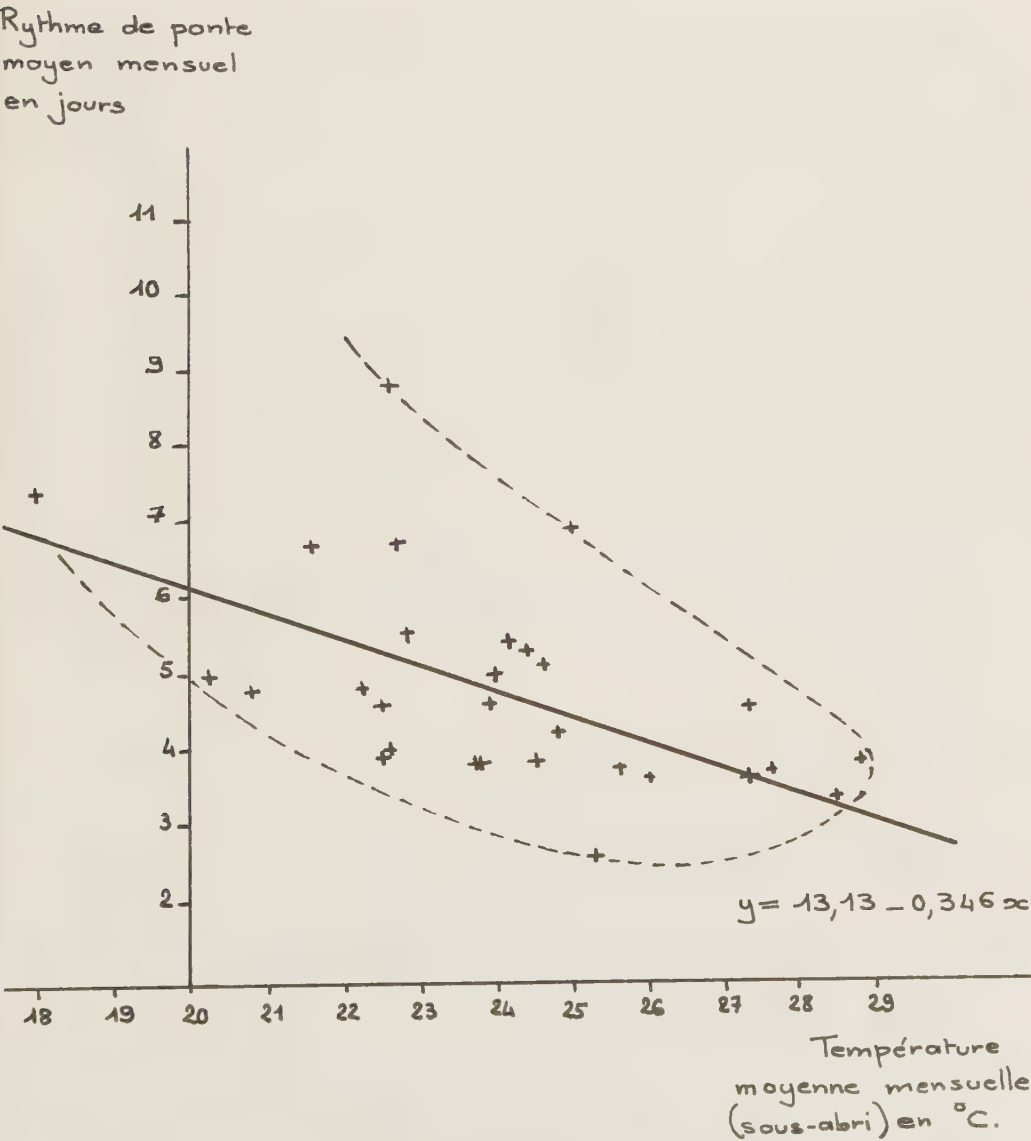
Parmi l'ensemble des facteurs du milieu susceptibles d'intervenir sur la dynamique des populations du criquet migrateur : la photopériode (VERDIER, 1967), l'alimentation (LAUNOIS-LUONG M.H., 1972a), le parasitisme, les maladies (WINTREBERT, 1970), les feux de brousse (GILLON, 1968), l'inondation (REMAUDIERE, 1954)... deux facteurs ont une influence déterminante sur l'acridien : le facteur héliothermique et le facteur sécheresse qui sont les éléments fondamentaux des contrastes saisonniers (alternance d'une saison chaude et humide avec une saison fraîche et sèche et individualisation d'une période chaude et sèche transitionnelle).

1. Condition thermique de réponse du criquet migrateur au facteur hydrique

Dans la nature, le comportement du criquet migrateur en début et en fin de journée est commandé par la nécessité d'acquies rapidement ou de maintenir une température interne optimale. La radiation solaire est la principale source de chaleur pour l'acridien (VOLKONSKY, 1939 ; DIBGY, 1955 et CLARKE, 1960) dont il tire partie par son comportement pour satisfaire ses exigences thermiques (photo-akinèse). WINTREBERT (1970) rapporte l'exemple d'une larve exposant successivement différentes parties de son corps à l'insolation directe en début de journée. Un exemple des effets de l'insolation directe est donné par STRENIKOV (1936). Pour une température moyenne de l'air de 30°C, la larve solitaire de couleur dominante verte augmente sa température interne jusqu'à 40°C environ et la larve grégaire de couleur brun foncé et noir atteint 45°C. ZOLOTAREVSKY (1933) observe des déplacements d'ailés vers les milieux les plus secs donc les plus chauds des biotopes lorsque la température ambiante diminue. Nos observations confirment que le criquet migrateur modifie son comportement en fonction de la température de l'air : dans la journée si la température est trop fraîche, il augmente son temps d'exposition au soleil et se présente de côté, perpendiculairement aux rayons solaires pour bénéficier de l'insolation directe sur une surface maximale en s'aplatissant sur le sol. Aux heures les plus chaudes, il se dissimule dans la végétation où les variations thermiques sont plus faibles. Aux heures les plus fraîches, il se réfugie dans des replis de terrain ou au milieu des touffes de graminées. L'ajustement thermique du criquet migrateur par son comportement lui permet de compenser en partie les variations de la température de l'air mais dans des limites assez étroites. Pour l'illustrer, le rythme de ponte des femelles dans la nature a paru être un bon critère de croissance car de nombreux auteurs dont LE BERRE (1953) sur *Locusta migratoria gallica* (Rem.) ont démontré au laboratoire que ce caractère est très dépendant de la température d'élevage des adultes (14 jours à 25°C, 3 jours à 33°C) pour cette sous-espèce, toutes autres conditions étant égales. La détermination du nombre de jours s'écoulant entre 2 pontes successives est faite grâce à la mise au point de méthodes directes et indirectes exposées ailleurs (LAUNOIS M., 1974b). Dans la figure 1, sont représentées en abscisse les températures moyennes mensuelles de l'air mesurées sous abri météorologique, et en ordonnée le rythme de ponte moyen mensuel des femelles vivant dans la nature. La droite de régression entre les points montre qu'il existe une corrélation entre ces deux variables. Il est donc justifié de mesurer la température de l'air selon des procédés traditionnels et reproductibles plutôt que de tenter d'effectuer des mesures à l'échelle de l'insecte dont l'interprétation serait très complexe. Pour d'autres critères tels que les temps de développements embryonnaire et larvaire, les données météorologiques classiques suffisent sans doute à donner une explication cohérente des différences importantes observées, si les autres conditions (alimentaires) restent sensiblement égales. En conséquence, il est possible de pallier au manque d'informations sur le microclimat que subit réellement l'acridien sous chacun de ses trois états en postulant qu'à chaque température de l'air, il se crée une diversité microthermique particulière à l'échelle du criquet migrateur dont celui-ci s'accommode plus ou moins. D'après les observations de LOUVEAUX (1972), la température moyenne de l'air mesurée sous abri en dessous de laquelle le criquet migrateur n'a aucune chance de pouvoir trouver des conditions compatibles avec son développement et sa croissance à chaque état est de l'ordre de 13°C. Entre 13 et 20°C, le facteur thermique est généralement limitant surtout pour certaines étapes de la vie du criquet comme les périodes des mues et de la reproduction. Entre 20 et 25°C, la vitesse de développement et de croissance de l'acridien est fonction de la température. A partir d'une température moyenne de 25°C, le facteur thermique n'est plus limitant. A Madagascar, il n'existe pas de limite supérieure incompatible avec la survie du criquet migrateur (environ 40°C en comparaison avec les expériences de HAMILTON (1936) sur *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.).

L'optimum thermique de développement et de croissance du criquet migrateur est représenté par un intervalle de températures moyennes mesurées sous abri pour lesquelles le criquet a le maximum de chance en fonction de la diversité des conditions thermiques journalières (amplitudes) et des conditions d'environnement, de pouvoir maintenir sa température interne à une valeur optimale grâce à son comportement. Il est réalisé à partir de 25°C de température

Figure 1 : Relation entre la température moyenne mensuelle mesurée sous abri et le rythme de ponte (nombre de jours séparant deux pontes successives) moyen mensuel du criquet migrateur dans la nature.



moyenne sans avoir de limite supérieure dans les conditions naturelles de l'Ile. La notion même d'optimum thermique pourrait être discutée car dans les conditions réelles d'observations, il s'agit surtout d'un seuil thermique à partir duquel le criquet migrateur n'est plus limité par ce facteur. Cependant, il doit correspondre à des exigences précises de l'acridien réalisables grâce à son comportement. C'est pourquoi, ce terme est conservé même en tenant compte de ces remarques.

En présence d'un critère simple d'appréciation de la signification pour l'acridien des températures moyennes mensuelles relevées sous abri, l'évolution mensuelle de la température moyenne dans trois grandes zones de son aire d'habitat : le Nord-Ouest, le Sud-Ouest et le Sud - Sud-Ouest indiqué dans le tableau 1 amène quelques remarques.

Tableau 1 — Evolution mensuelle de la température moyenne ($\frac{T_{mx} + T_{mn}}{2}$) (*) dans trois grandes zones de l'aire de distribution du criquet migrateur malgache.

Année moyenne	Nord-Ouest	Sud-Ouest	Sud - Sud-Ouest
Octobre	27°C	26°C	23°C
Novembre	28°C	27°C	25°C
Décembre	27°C	27°C	27°C
Janvier	27°C	27°C	27°C
Février	27°C	27°C	26°C
Mars	27°C	26°C	26°C
Avril	27°C	24°C	24°C
Mai	25°C	21°C	21°C
Juin	23°C	18°C	21°C
Juillet	23°C	18°C	19°C
Août	24°C	20°C	21°C
Septembre	26°C	22°C	22°C

(*) L'expression de la température moyenne sous abri par interpolation à partir des températures maximales et minimales correspond à un procédé de calcul classique lorsque des enregistrements continus ne sont pas disponibles pour un nombre suffisant de stations, ce qui est le cas à Madagascar. L'imprécision introduite est relativement faible par rapport à l'évaluation des températures moyennes dans les principales zones du versant Ouest à partir des cartes isothermes dont le tracé a exigé de nombreuses extrapolations. Néanmoins, on peut considérer les indications du tableau comme étant d'une précision suffisante pour notre étude.

- Température moyenne supérieure à 25°C :
l'optimum thermique du criquet migrateur est atteint pendant :
9 mois par an dans le Nord-Ouest,
6 mois par an dans le Sud-Ouest.
5 mois par an dans le Sud - Sud-Ouest.
- Température moyenne comprise entre 20° et 25°C :
le développement est possible mais dépendant de la température pendant :
3 mois par an dans le Nord-Ouest,
4 mois par an dans le Sud-Ouest,
6 mois par an dans le Sud - Sud-Ouest.
- Température moyenne inférieure à 20°C :
le développement est très difficile. Ces conditions sont observées à :
aucune période de l'année dans le Nord-Ouest,
2 mois (juin-juillet) par an dans le Sud-Ouest,
1 mois (juillet) par an dans le Sud - Sud-Ouest.

Les conditions thermiques moyennes de l'aire d'habitat du criquet migrateur sont compatibles avec le développement et la croissance pendant la plus grande partie de l'année et sont optimales pendant toute la saison chaude. Les climatogrammes réalisés par DARNHOFFER, 1973b. (étude simultanée des variations mensuelles des précipitations et des températures selon l'échelle de WALTER et LEITH) pour le Sud et le Sud-Ouest confirment que l'optimum thermique est réalisé de fin octobre à avril, pendant la saison des pluies.

Pour que l'optimum thermique ait une incidence sur le développement et la croissance, il faut que tous les facteurs du milieu susceptibles d'intervenir sur ceux-ci soient également non limitants (notamment le facteur hydrique et le facteur alimentaire). Si inversement, l'optimum thermique n'est pas atteint, les autres facteurs ont une action très amoindrie sur le criquet migrateur. La condition thermique dans laquelle se trouve l'insecte influence en premier lieu sa capacité de réponse aux autres facteurs du milieu.

Pour illustrer le rôle du facteur hydrique à partir du moment où le criquet migrateur bénéficie d'un optimum thermique, une situation acridienne observée en début de saison chaude et pluvieuse va être décrite. La figure 2 représente l'évolution du stade ovarien des femelles autochtones et allochtones à partir de l'effet des premières pluies survenant après une longue période chaude et sèche. L'observation a été faite en décembre 1969 sur le plateau de Betioky dans le Sud-Ouest de l'Ile. Les critères retenus sont le poids des femelles à leur capture, l'état de vitellogenèse de l'ovocyte en croissance, la présence d'ovocytes chorionnés dans les ovarioles ou dans les calices, la trace de la ponte effectuée le jour précédant l'examen de chaque femelle et le nombre d'œufs contenus dans chaque ponte regroupés en deux classes plus de 100 œufs ou production des œufs identique à celle d'avant les pluies (60 œufs) pendant les 10 jours succédant aux premières pluies et à l'arrivée d'ailés étrangers sur la station. En quelques jours, les ailés immigrants terminent leur vitellogenèse et commencent à pondre de façon très synchrone. Grâce à la croissance rapide de la végétation, les femelles produisent rapidement plus de 100 œufs par ponte. Dans ces conditions optimales momentanément réalisées, l'incubation des œufs dure 10 jours, le développement larvaire 25 jours, le délai de ponte (temps écoulé entre le début de la vie imaginaire et le dépôt de la première ponte) 10 à 12 jours ; tous les 2 ou 3 jours, une nouvelle oothèque de 100 à 120 œufs est déposée dans le sol par chaque reproductrice (LAUNOIS M., 1972a). Le criquet migrateur a donc des capacités de réponse extrêmement rapide par rapport au milieu si celui-ci réalise en premier lieu son optimum thermique, en second lieu des conditions hydriques et alimentaires favorables. De l'ensemble des faits exposés, on doit retenir que pendant toute la saison des pluies, l'optimum thermique est réalisé. En conséquence, ce facteur écologique primaire ne limite pas la croissance numérique des populations d'octobre à avril.

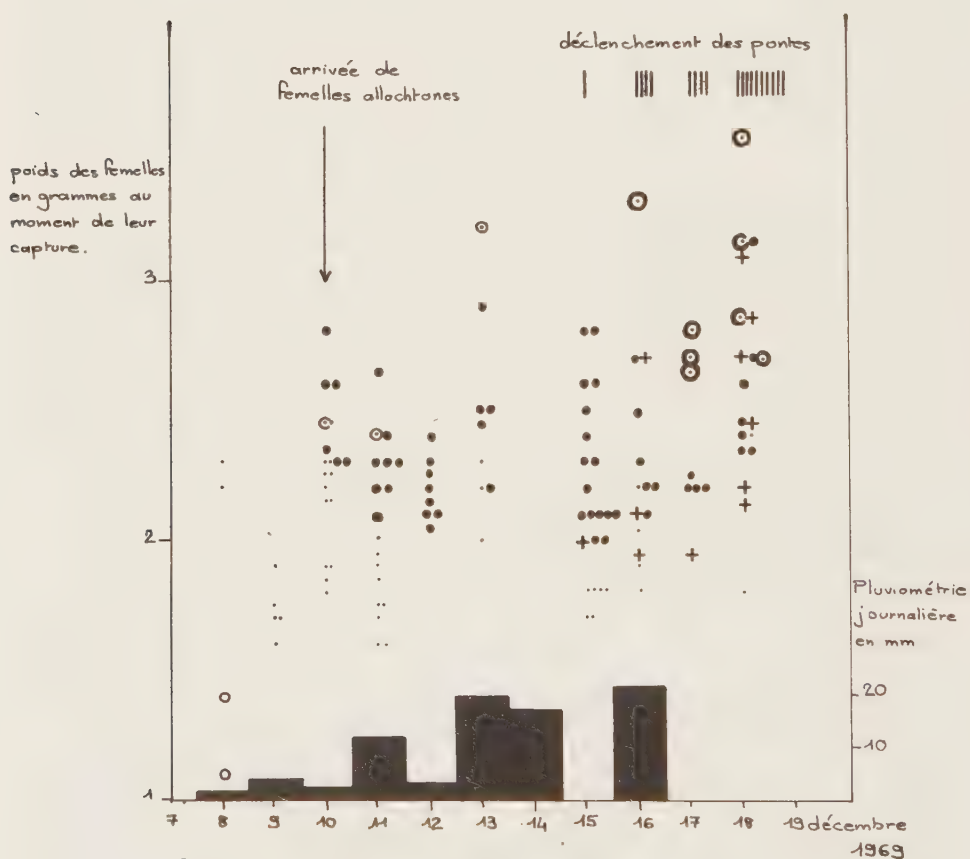
2. Comparaison de l'évolution saisonnière des populations acridiennes et des précipitations

Après le facteur thermique, le facteur hydrique est le plus important des facteurs périodiques du milieu à considérer car les saisons sont pluviométriquement très contrastées.

L'étude de l'évolution saisonnière des populations acridiennes est limitée au Sud et au Sud-Ouest de l'Ile pour lesquelles des observations biologiques ont été effectuées de 1950 à 1972 (les données antérieures trop fragmentaires ne sont pas retenues). A partir de 22 années d'archives utilisées (ARCHIVES ACRIDIENNES — liste en bibliographie), pour chaque mois et dans chaque région considérée, la situation acridienne est comparée à celle du mois précédent. Si les densités larvaires ou imaginaires augmentent, la population est en croissance. Si les densités diminuent, le bilan est négatif. Le décompte de toutes les situations où un accroissement est observé est rapporté au nombre total des situations examinées pour chaque mois de l'année. On obtient un indice (fréquence relative) qui est la meilleure estimation possible de la probabilité de voir se réaliser la situation considérée pour une période donnée. Ainsi, un indice de 0,35 pour le mois d'octobre indique que, toutes conditions restant égales, il y a une très forte probabilité pour que dans 35 % des cas, le bilan soit positif par rapport au mois de septembre ou dans la région étudiée, que le bilan soit en moyenne négatif 2 années sur 3. L'importance de l'accroissement n'est pas quantifiée, seul le sens d'évolution des

— Figure 2 : Exemple de la rapidité de réponse du criquet migrateur aux premières pluies après la saison ____ sèche si l'optimum thermique est atteint.

(Observation en décembre 1969 à Antsoako sur le Plateau de Bétioky).



- . femelle en vitellogénèse (ovocyte basal <2mm)
- femelle en vitellogénèse (ovocyte basal >2mm)
- femelle gravide produisant une soixantaine d'œufs par ponte
- ⊙ femelle gravide produisant plus de 100 œufs par ponte
- + femelle ayant pondu depuis moins de 24 heures.

populations est considéré. Suivant cette méthode, l'évolution mensuelle des populations acridiennes est représentée graphiquement pendant une année moyenne dans la figure 3. Elle est comparée à l'évolution moyenne mensuelle de la pluviométrie et de la température de l'air mesurée sous abri pour la même zone de l'Ile.

Il est frappant de constater la similitude d'évolution saisonnière entre la probabilité de croissance numérique des populations et la pluviométrie, surtout en saison chaude (octobre à avril). De novembre à mars, la probabilité de croissance des populations est très élevée. Par contre, elle diminue beaucoup aux mois de transition saisonnière (octobre et avril) et devient faible en saison fraîche et sèche, surtout en juillet, août et septembre. En mai et juin, elle diminue moins rapidement que les mois précédents, ce qui coïncide avec une persistance des pluies en mai dans le Sud de l'Ile. **Le facteur pluviométrique est donc, en saison chaude, le facteur discriminant de croissance numérique des populations.** Par rapport à l'optimum thermique, sa durée d'action potentielle est différente dans chaque partie de son aire de distribution.

Le tableau 2 montre l'évolution de la pluviométrie moyenne mensuelle dans le Nord-Ouest, le Sud-Ouest et le Sud - Sud-Ouest de l'Ile.

Tableau 2 — Evolution moyenne de la pluviométrie mensuelle dans trois grandes zones de l'aire de distribution du criquet migrateur malgache.

Année moyenne	Nord-Ouest	Sud-Ouest	Sud - Sud-Ouest
Octobre	50-100 mm	20- 50 mm	0- 20 mm
Novembre	100-150 mm	50-100 mm	20- 50 mm
Décembre	200-300 mm	100-200 mm	50 mm
Janvier	300-500 mm	100-200 mm	50-100 mm
Février	300-400 mm	100-200 mm	50-100 mm
Mars	200-300 mm	50-100 mm	50 mm
Avril	50-100 mm	20- 50 mm	10- 20 mm
Mai	0- 10 mm	10- 50 mm	10 mm
Juin	0- 10 mm	10 mm	10 mm
Juillet	0- 10 mm	0- 10 mm	10 mm
Août	0- 10 mm	0- 10 mm	10 mm
Septembre	1- 50 mm	0- 10 mm	10 mm

L'effet potentiel maximal des pluies sur le criquet migrateur est limité :

- de septembre à avril dans le Nord-Ouest,
- d'octobre à mars dans le Sud-Ouest,
- de novembre à mars dans le Sud - Sud-Ouest

Le développement du criquet migrateur est donc nécessairement étalé dans le temps. De plus, l'importance mensuelle des précipitations est très différente d'une zone à l'autre. La réalité de ce phénomène est attestée par le décalage des dates d'accouplement, de ponte, d'éclosion et d'apparition de jeunes adultes observé en 1954-55 et 56 sur des formations grégaires réparties dans l'ensemble du versant ouest de l'Ile et même sur les Hauts Plateaux. Les observations sont rassemblées dans le tableau 3 en fonction du type climatique des aires dans lesquelles les criquets ont vécu.

Le facteur pluviométrique est caractérisé par son irrégularité annuelle par rapport au facteur thermique surtout dans les régions de faible pluviosité annuelle. DARNHOFER (1973e) a montré que les températures moyennes mensuelles dans le Sud-Ouest varient peu d'une année sur l'autre : l'amplitude absolue des variations interannuelles pour un même mois sur les 30 dernières années est de 2,5°C, ce qui implique que l'optimum thermique est

Figure 3 : Comparaison de l'évolution mensuelle de la probabilité de croissance numérique de population du criquet migrateur en fonction de la pluviométrie et de la température moyenne mensuelles.

Probabilité de
croissance numérique
de population.

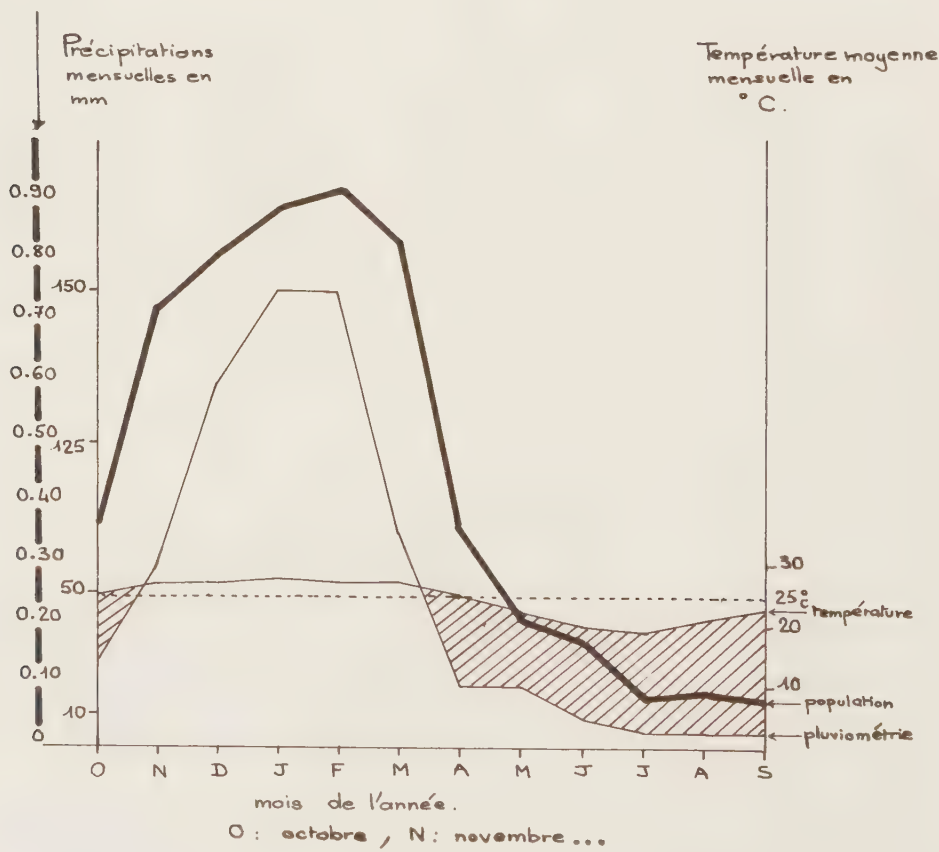


Tableau 3 : Exemple d'étalement du développement du criquet migrateur en fonction du type climatique (facteur pluviométrique discriminant) dans différentes zones de son aire de distribution à Madagascar.

PHASE GRÉGAIRE

AIRES D'HABITAT	HAUTS PLATEAUX	NORD-OUEST	Partie orientale du SUD-OUEST	Partie occidentale du SUD-OUEST	SUD-SUD-OUEST
Type climatique	Tropical d'altitude	Tropical sec	Tropical sec	Semi aride	Aride
1954-1955					
Accouplements	1 au 15.11.54	16 au 30.11.54	16 au 30.11.54	1 au 15.12.54	16 au 31.12.54
Pontes	1 au 15.11.54	16 au 30.11.54	16 au 30.11.54	1 au 15.12.54	1 au 15.12.54
Eclisions	29.10 au 15.11.54	16.11 au 30.11.54	1 au 15.12.54	16 au 31.12.54	16 au 31.12.54
	16.11 au 30.11.54		16 au 31.12.54	1 au 15.12.54	1 au 15.1.55
1955-1956					
Accouplements	1.10 au 31.10.55	1 au 30.11.55			
Pontes	1.11 au 30.11.55	1.12 au 31.12.55			
Eclisions		1 au 30.11.55	1 au 31.12.55	1 au 31.1.56	
Jeunes adultes		1 au 31.12.55	1 au 29.2.56	1 au 29.2.56	
		1 au 31.1.56			
		1 au 29.2.56			

régulièrement réalisé en saison chaude. Par contre, le facteur pluviométrique est très variable par suite de la complexité des centres d'action des pluies et des interférences déterminant des gradients pluviométriques. Or, les pluies constituent la principale source d'eau du sol. Elles agissent directement sur l'hydratation de l'œuf et sur la végétation consommée par les larves et les ailés. Indirectement, elles influencent durablement l'humidité relative de l'air au niveau du criquet *migrateur* puisque celle-ci dépend beaucoup de la teneur en eau de la végétation sauf sur une étroite bande côtière. Il s'ensuit une perturbation considérable de l'ensemble de l'environnement de l'acridien à l'état hypogé (œuf) ou épigé (larve — ailé) à chaque pluie importante. L'effet des précipitations est nuancé localement en fonction de la température, du caractère des séquences pluviométriques (fréquence — abondance), de la nature du sol, de la topographie, de la végétation et aussi de l'état de réceptivité de l'acridien.

3. Importance des précipitations dans l'optimum écologique de l'espèce.

Le criquet *migrateur* n'est pas uniformément réparti dans son aire d'habitat. En phase solitaire, il ne se rencontre presque jamais en forêt (WINTREBERT, 1973), même si le sous-bois renferme des graminées, et accidentellement sur le sol nu ou en pelouse très ouverte. Il préfère les formations herbeuses structurées en prairie, steppe ou savane, peu ou pas arborées. Toutes autres conditions étant égales, la densité des ailés varie en sens inverse de l'augmentation de densité de la strate ligneuse. Dans le Sud-Ouest, LAUNOIS M.H. (1973b) a constaté que son régime alimentaire est celui d'un graminivore presque exclusif. Les friches et les jachères forment des lieux de ponte privilégiés (DESCAMPS et WINTREBERT, 1966), particulièrement attractifs en saison des pluies.

Pour illustrer le choix manifesté par le criquet *migrateur* à l'état imaginal vis-à-vis des différents groupements végétaux, que ce soit en fonction des caractéristiques intrinsèques de celles-ci (relation alimentaire, d'abri, de support — préférences nettes pour un recouvrement global compris entre 50 et 60 %) ou pour les facteurs du milieu qui les accompagnent (température ambiante et humidité relative), des évaluations de densités imaginale ont été effectuées pendant 12 mois consécutifs (1971-1972) dans 11 phytocénoses bien caractérisées sur le plan phytosociologique. Elles sont décrites en fonction de l'espèce végétale dominante mais toutes renferment une strate graminéenne importante à l'exception du bosquet d'*Eucalyptus*. La proximité de ces groupements les uns par rapport aux autres (quelques centaines de mètres) permet de considérer qu'elles sont soumises à un même mésoclimat notamment par rapport au facteur pluviométrique. Le tableau 4 montre l'évolution annuelle de la densité imaginale dans chaque milieu étudié. La station où sont situés ces biotopes est considérée traditionnellement comme permanente (Antsoakoaky sur le plateau de Betioky). La première remarque qui s'impose concerne la diversité des densités imaginale en fonction de chaque groupement.

- Présence quasi permanente du criquet *migrateur* dans le fourré à *Acacia farnesiana*, situé au centre des cultures et des friches. La prairie de *Cynodon dactylon* est régulièrement moins fréquentée.
- Présence temporaire près des rizières, l'acridien s'y trouve seulement en début de saison des pluies. Pour toutes les autres formations végétales (prairie à *Eragrostis cylindriflora*, savane à *Heteropogon contortus*, steppe à *Loudetia filifolia humbertiana*, lande à *Indigofera* sp., savane à *Hyphaene shatan* et à *Cynodon dactylon*, pelouse à *Sporobolus halophilus* des mares temporaires, savane à *Hyphaene shatan* et *Aristida congesta barbicolis*), la présence du criquet *migrateur* est renforcée en saison des pluies bien que les durées d'occupation soient variables.
- Absence permanente dans le bosquet à *Eucalyptus*. Le couvert herbacé y est pauvre en espèces et en individus.

La dépendance hydrique et hygrométrique du criquet *migrateur* vis-à-vis de son milieu explique ses préférences pour les zones où les structures écologiques sont les plus complexes car

ce sont dans celles-ci qu'il a le maximum de chances de rencontrer des conditions moyennes d'humidité. D'après DURANTON (1973), les principaux facteurs augmentant la complexité des formations sont les suivants :

- «La juxtaposition sur des surfaces restreintes des groupements liés à des conditions d'environnement différentes en réponse à un gradient hydrique rapide.
- la rudéralisation des stations, si elle ne dépasse pas un certain seuil (environ 50 % de surface cultivée) est d'autant plus favorable qu'elle est plus intense, car dans le cadre des pratiques culturales traditionnelles, elle contribue à multiplier les groupements des friches dont les conditions écologiques varient avec l'ancienneté et dont la composition floristique est généralement plus favorable que celle des groupements sauvages correspondants».

La structure des formations végétales n'explique cependant pas que l'aire d'habitat du criquet migrateur soit limitée au versant ouest de Madagascar. La limite méridienne est certainement en relation avec la pluviométrie très abondante entretenant un milieu trop humide pour le criquet. Les températures élevées n'y sont jamais limitantes. Par contre en altitude, la température moyenne s'abaisse rapidement et contrarie le développement de l'insecte. Des larves ont été trouvées jusqu'à 1600 mètres d'altitude (ZOLOTAREVSKY, 1930), des ailes jusqu'à 1850 mètres (GRIVEAUD et PEYRIERAS, 1972 in WINTREBERT, 1973).

Les facteurs thermiques, hydriques et alimentaires ont une action prépondérante sur la densité des populations. Il est possible, à partir d'observations personnelles et des données d'archives dans le Sud-Ouest de l'Ile, de représenter pour chacun des trois états l'effet cumulé des pluies et de la température moyenne mensuelle sur le temps de développement et un indice de survie en utilisant l'indice d'aridité de DE MARTONNE, modifié par DREUX (1961). Son expression est la suivante :

$$\text{Indice d'aridité mensuel} : \frac{P \times 12}{T_m + 10}$$

où :

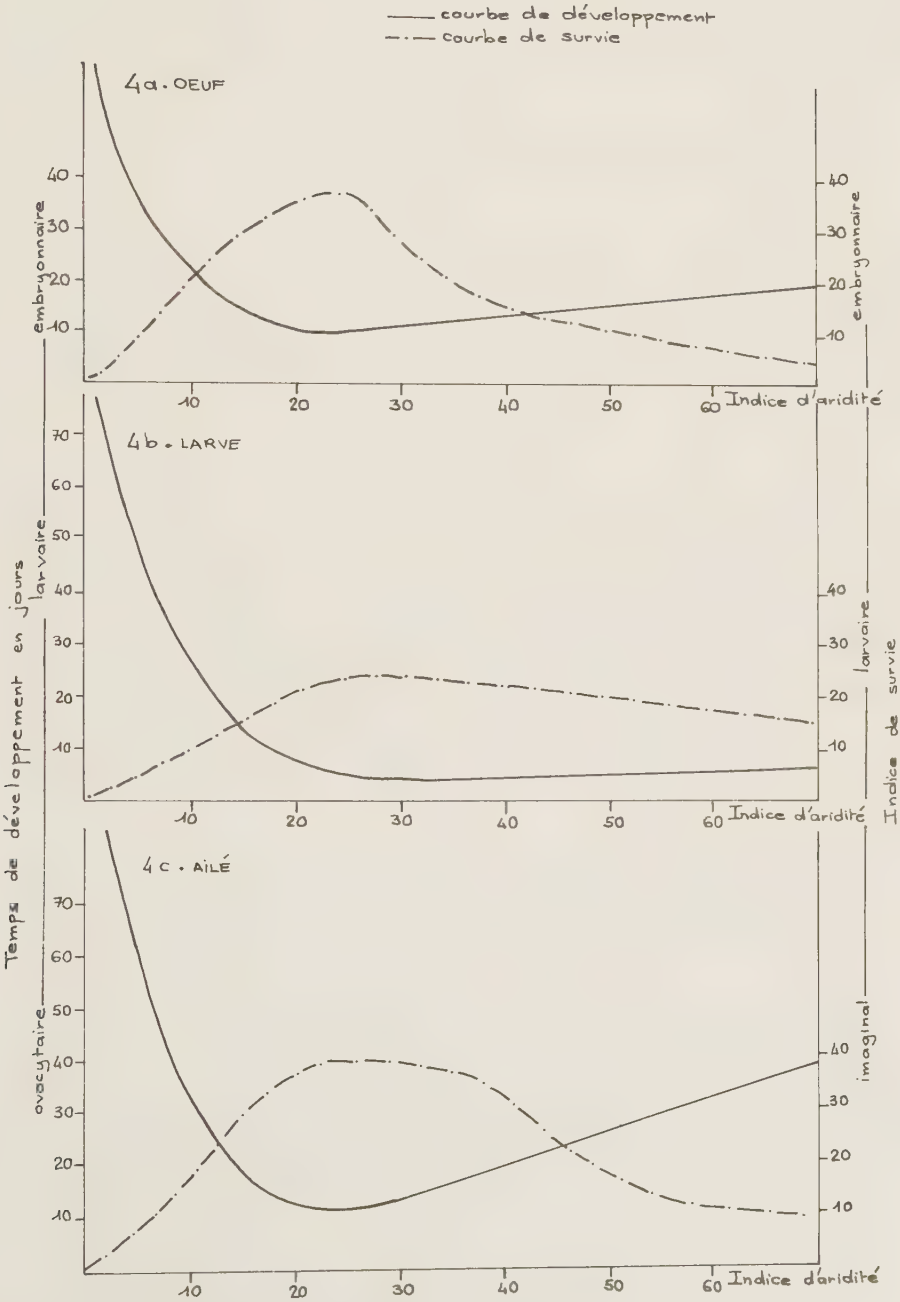
P représente les précipitations mensuelles en millimètres, T_m la température moyenne mensuelle en degrés Celsius, le facteur 12 est introduit pour permettre une comparaison éventuelle avec l'indice d'aridité annuel donné par l'indice de DE MARTONNE.

L'influence de l'indice d'aridité mensuel sur le développement et la survie du criquet migrateur est représentée dans la figure 4a, b et c pour les stades œufs, larve et ailé. Dans ce dernier cas, le temps de développement ovocytaire est pris en considération.

- Plus l'indice tend vers 0 et plus les conditions sont mauvaises. L'optimum de développement se situe entre 20 et 30 pour les trois stades.
- Au delà de 30, les conditions deviennent de plus en plus défavorables de part et d'autre des valeurs optimales de l'indice. L'évolution n'est pas symétrique, ce qui veut dire que les fortes précipitations ont moins d'effet sur les temps de développement que la sécheresse. On ne retrouve pas les mêmes effets pour l'indice de survie.

D'autres indices thermo hydriques auraient pu être employés : indice xérothermique de GAUSSEN, quotient pluviothermique de REAL (1955), indice bioclimatique de GERBIER (1973). Cependant, de nombreux facteurs importants du milieu ne sont pas intégrés : variation saisonnière de la valeur nutritive de la végétation, du taux de prédatisme, de parasitisme et de maladies. Aussi, la précision supplémentaire apportée par ces indices n'est qu'apparente en regard de nos connaissances actuelles. Il est plus raisonnable de caractériser l'optimum écologique par rapport à sa composante principale : la pluviométrie, sans omettre toutefois de la replacer à chaque fois qu'il sera nécessaire, par rapport aux groupements végétaux, à la température et à tout autre facteur de diversification de l'effet des pluies.

Figure 4 : Influence de l'indice d'aridité mensuel (DE MARTONNE modifié) sur le développement et la survie du criquet migrateur dans la nature.



En définitive, le facteur pluviométrique apparaît comme le facteur écologique périodique le plus important et le plus instable pour le criquet migrateur, surtout en saison chaude où l'insecte peut satisfaire tous ses besoins thermiques et devient apte à réagir rapidement à toute modification hydrique de son environnement. Or, traditionnellement, deux types de précipitations sont distingués par rapport au criquet migrateur : celles qui lui sont défavorables soit parce qu'elles sont trop faibles (excès de sécheresse), soit parce qu'elles sont trop fortes (excès d'humidité) de celles qui lui sont favorables (moyennement importantes). Ce jugement déduit de l'expérience admet **implicitement** l'existence d'un optimum pluviométrique de développement et de croissance. C'est cette notion qui sera reprise et précisée pour la première fois **quantitativement** pour chacun des trois états : œuf, larve et ailé, tous dépendants directement ou indirectement du facteur pluviométrique.

C. EXISTENCE D'UN OPTIMUM PLUVIOMETRIQUE MENSUEL

L'influence des précipitations sur le criquet migrateur est étudiée selon l'état biologique concerné : œuf, larve ou ailé, et la phase atteinte : solitaire ou grégaire. L'échelle de temps choisi est le mois. Elle se justifie par rapport aux données d'archives disponibles tant acridiennes que météorologiques dont l'utilisation sous d'autres formes était impossible. Il est parfaitement admis que le rythme des observations pour le criquet migrateur devrait être au maximum de 3 à 4 jours (durées minimales d'un stade larvaire ou d'un interponte). Nos observations personnelles ont toutes été accomplies selon ce rythme. Mais, la recherche d'une plus grande précision nous aurait amené à rejeter un grand nombre d'observations dont l'intérêt pour notre étude est fondamental.

Les documents utilisés ont deux origines : il s'agit d'une part de l'interprétation des archives du Service de Surveillance et de Lutte Antiacridienne de Madagascar jusque là inexploitées, d'autre part d'observations personnelles utilisées à titre d'exemples. Les archives couvrent la période de 1938 à 1972. Elles concernent essentiellement la phase grégaire de 1938 à 1957 et de 1961 à 1962 (documents très fragmentaires de 1938 à 1957) et la phase solitaire de 1958 à 1960 et de 1963 à 1972. Pendant cette longue période, toutes les variations possibles de la pluviométrie mensuelle se sont réalisées soit pendant une période d'invasion, soit pendant une période de rémission. Pour connaître la pluviométrie moyenne mensuelle de chaque région naturelle, 470 cartes isohyètes (cartes mensuelles, saisonnières, annuelles) couvrant la période de 1938-1972 ont été tracées (DARNHOFER, 1973d) à partir des renseignements fournis par 3 stations de référence PNUD/FAO, 5 centres météorologiques, 12 postes climatiques, 36 postes pluviométriques.

Du point de vue acridien, les critères étudiés sont les suivants :

- pour les œufs : période d'éclosions massives,
- pour les larves : augmentation du nombre de larves capturées par unité de temps,
- pour les ailés : augmentation des indices d'abondance (nombre d'ailés dénombrés sur parcours de 100 pas et nombre d'ailés capturés par unité de temps). Les arrivées ou les départs brusques sont déduits de la confrontation de la structure des populations imaginaires avec la structure des populations larvaires en place. Pour avoir une représentation comparable entre les différents états biologiques et phasaires, ces critères sont pris comme indice de développement. En fonction de chaque classe pluviométrique mensuelle (de 50 en 50 mm), le nombre de situations pour lesquelles un développement a été observé par rapport au nombre total d'observations effectuées exprime la probabilité d'observer un développement de chaque stade biologique d'une manière similaire à la probabilité de croissance numérique des populations exprimée plus haut. La seule différence est que l'ensemble du nombre d'observations a été ramené à 100 pour chaque stade biologique afin de permettre des comparaisons directes. Le sens de l'évolution des populations en fonction de la pluviométrie mensuelle

nous a paru plus significatif pour cette étude que l'amplitude des variations numériques, qui dépend trop de la diversification locale de l'effet des pluies (*).

1. Optimum pluviométrique mensuel de l'œuf

Pour l'état embryonnaire, il n'est pas fait de distinction entre phases solitaire et grégaire ; les informations précises concernent surtout la phase solitaire. Cependant il existe probablement des différences car au laboratoire, VERDIER (1957) a montré que la période de forte hydratation est moins étalée pour les œufs de filiation grégaire que pour les œufs de filiation solitaire. De plus, le développement de ces derniers est légèrement plus long, toutes conditions d'incubation étant égales. Dans la nature, la densité des éclosions pour chacune des deux phases est tellement différente qu'il est difficile de savoir si les éclosions de filiation grégaire observées sur les Hauts Plateaux en saison sèche traduisent réellement des différences dans les possibilités de développement. La figure 5 indique la probabilité de développement des œufs de filiation solitaire en fonction de la pluviométrie mensuelle. L'effet de chaque classe pluviométrique est discutée.

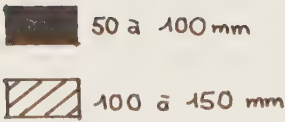
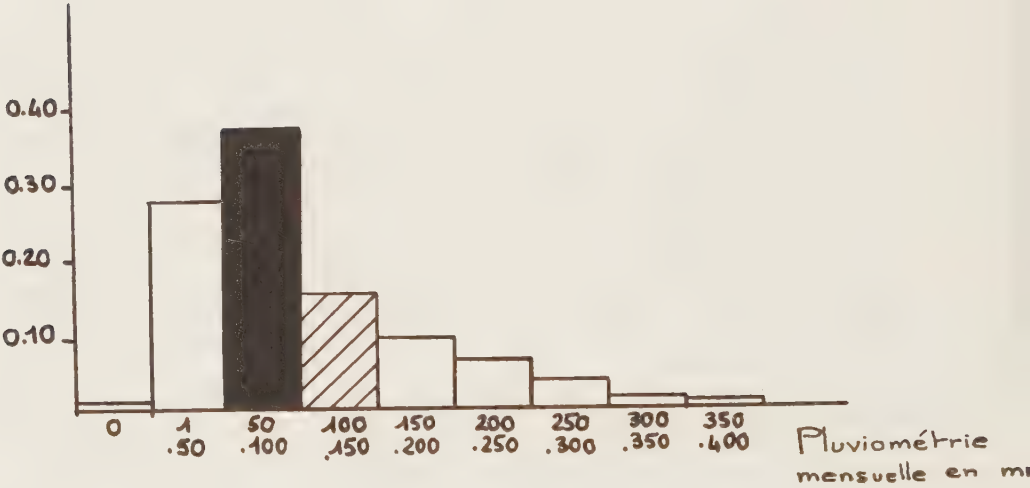
- En absence complète de pluie, la probabilité d'observer des éclosions est faible. Elle n'est pas nulle car le sol ne s'assèche pas brusquement d'un mois sur l'autre et il peut se produire des remontées hydriques capillaires dans des sites restant humides en profondeur (limon des méandres des fleuves (Onilahy), deltas (Linta), pourtour des rizières (Manja) zones d'affleurement des nappes phréatiques (Plateau de Betioky), périphérie des mares temporaires).
- Pour des précipitations faibles (1 à 50 mm d'eau par mois), la probabilité mensuelle de développement des œufs augmente brusquement. Les besoins en eau des embryons sont couverts en cas de faibles précipitations souvent réalisées par des orages, ce qui est en accord avec les observations d'autres auteurs :
 - DARNHOFER (1973a) a démontré que le délai nécessaire à l'assèchement du sol, après une pluie d'au moins 5 mm est pratiquement indépendant de la hauteur et de l'intensité des pluies sur sol plat, sableux, érodé. L'humidité du sol reste favorable au développement des œufs pendant 5 jours dans ces conditions.
 - LECOQ (1973b) estime que sur sol sableux, la quantité minimale d'eau pour assurer un développement embryonnaire est de 5 mm ; les pluies d'au moins 12 mm assurent un développement continu pendant environ 9 jours. Il faudrait donc au moins 40 mm d'eau par mois pour assurer le développement complet des œufs si les pluies sont régulièrement échelonnées dans le temps.
- La probabilité la plus forte de développement embryonnaire est observée pour une pluviométrie mensuelle de 50 à 100 mm malgré la diversité de la nature des sols dans lesquels les oothèques sont déposées. Cette classe pluviométrique est donc celle qui correspond le mieux à un optimum pluviométrique de développement des œufs.
- Au delà de 100 mm d'eau par mois, la probabilité de développement diminue régulièrement au fur et à mesure que la pluviométrie augmente. Elle devient presque nulle pour 350 à 400 mm.

Ainsi, en dessous de 50 mm d'eau par mois, le développement des œufs est contrarié le plus souvent par la sécheresse du sol alors qu'au dessus de 100 mm, l'excès d'eau est le facteur le plus fréquemment limitant. **L'optimum pluviométrique se situe donc entre 50 à 100 mm,**

(*) Pour souligner l'effort de quantification des archives, nous pouvons dire que la collecte des données et leur mise en forme a exigé environ un an de compilation auquel on doit ajouter un semestre de dépouillement proprement dit.

Figure 5 : Influence de la pluviométrie mensuelle sur la probabilité d'observer un développement embryonnaire du criquet migrateur en saison chaude.

Probabilité de développement de l'état œuf.



classes pluviométriques entrant dans la définition de l'optimum du criquet migrateur à comparer avec les autres stades biologiques.

la limite supérieure atteint 150 mm sur sol sableux à faible capacité de rétention en eau. Si l'évolution thermique journalière du sol convient au développement continu des œufs, l'optimum pluviométrique a les effets suivants :

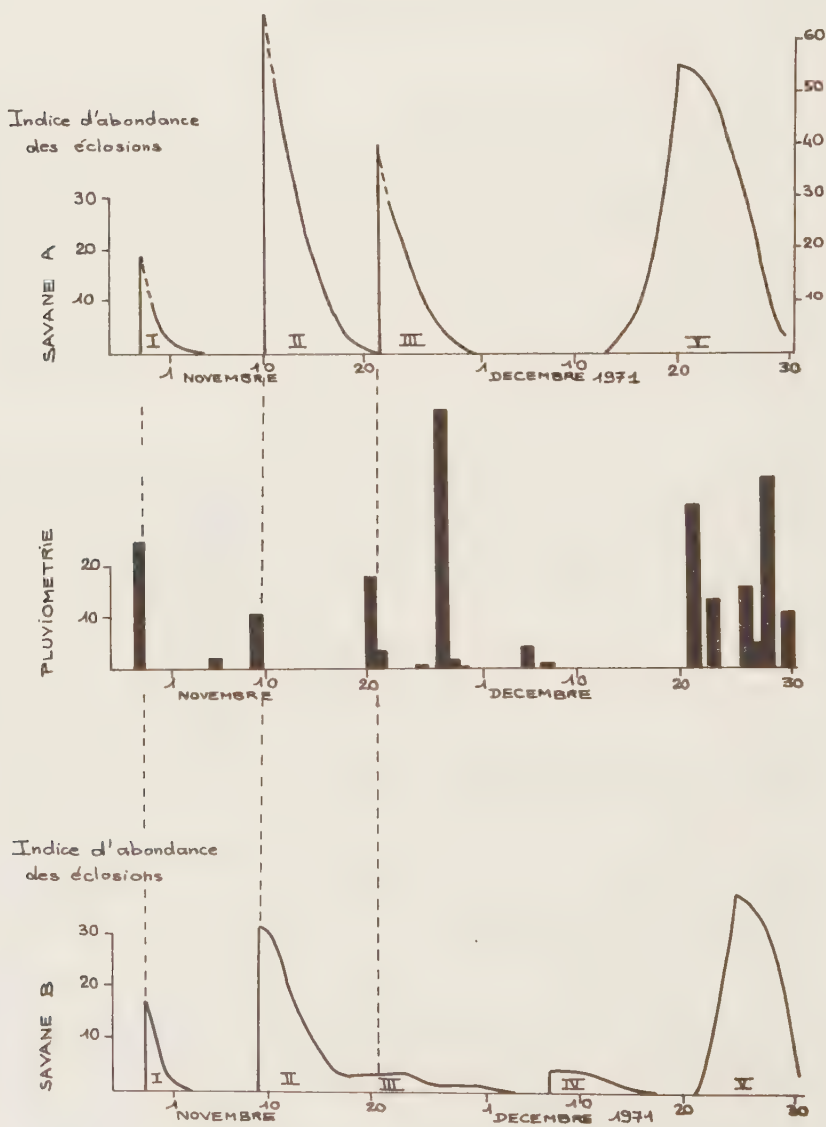
- hydratation des œufs nouvellement déposés dans le sol, (durant les premiers 2/5 du temps d'incubation),
- levée de quiescence des embryons restés au stade de fin anatrepsis, (REMAUDIERE, 1948 et DECAMPS, 1961),
- déclenchement de l'éclosion des pontes en fin d'incubation,
- accélération de la vitesse de développement embryonnaire,
- amélioration de la survie.

Pour les œufs, l'influence des pluies dépend de la nature du sol et de la topographie ; ces deux facteurs amènent une redistribution spatiale de l'eau libre. JOYCE (1952) a observé que les fluctuations saisonnières ou locales des acridiens du Centre-Est du Soudan semble être dues aux variations des surfaces arrosées par les pluies où la teneur en argile est constante, ou aux variations de teneur en argile du sol dans les régions à pluviométrie constante. A Madagascar, il en va de même pour le criquet migrateur. Quant à la topographie, son importance est telle que l'optimum pluviométrique n'est pas le même au sommet et au bas des pentes ; le ruissellement et le drainage des eaux entraînant une distribution très inégale de l'humidité édaphique. Elle engendre une différence de groupements végétaux à partir desquels est dégagée le plus souvent la notion de station acridienne (DURANTON, 1973). Pour une même pluviométrie, des œufs peuvent dans le même temps, être victimes d'un excès de sécheresse (haut des pentes) et d'autres, d'un excès d'humidité (bas-fonds).

A Tranombaza (clairières du plateau calcaire Mahafaly), des vagues d'éclosions successives sont observées en novembre et décembre 1971 en fonction de la pluviométrie (LAUNOIS M. et LAUNOIS M.H., 1972a). Elles sont prises comme exemple de la complexité de l'effet de chaque pluie. Au début des observations, deux savanes à *Heteropogon c.* (savanes A et B) ont été brûlées trois semaines auparavant et n'ont pas subi de pluies avant la fin octobre 1971. La figure 6 montre l'individualisation des périodes d'éclosions en fonction de chaque pluie :

- **1re vague** : Une pluie de plus de 20 mm est suivie immédiatement d'éclosions. Les oothèques concernées étaient donc prêtes à éclore (stade VII de POPOV, 1959).
- **2e vague** : Elle apparaît après une pluie de 10 mm. Il s'agit d'embryons dont la quiescence (stade fin anatrepsis) a été levée en fin octobre. La simultanéité des éclosions souligne l'effet synchronisant de la dernière pluie.
- **3e vague** : Les éclosions sont beaucoup plus nombreuses sur la savane A que sur la savane B. Cette différence pourrait s'expliquer par la nature du sol car l'importance des reproductrices était sensiblement identique au moment des premières pluies. Il est difficile d'apprécier la densité réelle des pontes (recherche d'oothèques non effectuée).
- **4e vague** : Les éclosions correspondent aux oothèques déposées en fin octobre par les femelles autochtones dans la savane la plus humide (B). Elles apparaissent sur celle-ci en absence de pluie. L'humidité du sol est donc suffisante pour permettre un développement embryonnaire continu.
- **5e vague** : La dernière période d'éclosions est à rapprocher de l'arrivée des femelles allochtones aux premiers jours de décembre. Ces reproductrices ont pondu 3 ou 4 jours après leur arrivée. Le développement embryonnaire a été continu (15 jours) puisque les premières éclosions apparaissent avant les pluies de fin décembre. Lorsqu'elles surviennent, elles ne sont pas suivies d'éclosions immédiates car le facteur hydrique n'est plus limitant.

Figure 6 : Influence des pluies sur l'individualisation des vagues d'éclosions du criquet migrateur à Tranombaza (Plateau Mahafaly) en novembre et décembre 1971.



Quatre remarques s'imposent :

- Les vagues d'éclosions sont bien individualisées en comparaison de l'hétérogénéité du dépôt des oothèques et de l'étalement des durées de développement embryonnaire individuel. La sécheresse du sol a un effet synchronisant par blocage du développement de l'embryon à deux étapes privilégiées : préblastocinèse et immédiatement avant l'éclosion. Le facteur déclenchant consiste en une réhumidification du sol (pluie supérieure à 5 mm). Ces observations confirment celle de TETEFORT et WINTREBERT (1963).
- Le stade de résistance aux conditions défavorables du milieu le plus efficace est celui de fin d'anatrepsis, les éclosions suivant immédiatement la première pluie efficace étant moins nombreuses.
- Le déclenchement des éclosions à partir d'oothèques en vie ralentie requiert des pluies de plus de 10 mm, ce qui rejoint, pour un milieu différent, les observations de LECOQ (1973b).
- La pluie de 50 mm du 27 novembre n'est suivie d'aucun effet immédiat car les réserves en œufs du sol ont été épuisées par les pluies précédentes ; de plus, des pontes ont pu être détruites par hyperhumidité. WINTREBERT (1973) pense que des pluies égales ou supérieures à 20 mm sont néfastes aux embryons n'ayant pas effectué leur retournement. Sur sols sableux, cette limite n'est jamais observée.

L'optimum pluviométrique mensuel 100 ± 50 mm a une valeur générale car il intègre toutes les variations locales d'effets des pluies. Il est parfaitement réalisé si des précipitations de 10 mm se produisent tous les 3 ou 4 jours (80 mm). Sur une très longue durée, chaque pluie correspond en moyenne à 10 mm (ATLAS DE GEOGRAPHIE, 1969), c'est pourquoi statistiquement les œufs ont le plus de chances de se développer entre 50 et 100 (150) mm par mois.

En saison fraîche, les pluies sont plus rares, mais si elles se produisent, leurs effets sont plus durables par suite du ralentissement de l'évapotranspiration. Dans ces conditions, l'optimum pluviométrique des œufs est atteint pour un total mensuel de 30 à 50 mm d'eau à raison d'une pluie de 10 mm par semaine, le maximum toléré étant généralement de 100 mm. Tout réchauffement momentané entraîne des besoins en eau supplémentaires et l'optimum pluviométrique de saison chaude est de nouveau indispensable pour obtenir le maximum de chances de réaliser de bonnes conditions hydriques d'incubation des œufs.

2. Optimum pluviométrique mensuel de la larve

L'importance des données disponibles sur les larves en période d'invasion et en période de rémission permet de comparer l'influence de la pluviométrie moyenne mensuelle sur la forme solitaire et la forme grégaire. La présentation des variations de la probabilité de développement en fonction des classes pluviométriques est comparable à celle utilisée pour l'état œuf.

D'après les figures 7a et 7b concernant respectivement la forme solitaire et la forme grégaire, l'effet des pluies est le suivant :

- En l'absence de précipitation, la probabilité de développement est toujours faible bien que la végétation reste encore turgescente aux endroits où l'humidité édaphique persiste.
- Dès que des pluies apparaissent (1 à 50 mm), la probabilité de développement augmente, mais elle est inférieure chez les solitaires par rapport aux grégaires. Il semble donc que les larves en phase grégaire soient plus résistantes à la sécheresse. Dans les deux cas, l'effet des faibles pluies est moins important qu'au niveau des œufs. La végétation agissant en tant que facteur intermédiaire, explique peut-être cette différence.

Probabilité de développement
de l'état LARVE

7a. Phase SOLITAIRE

mm	0	1.50	50	100	150	200	250	300	350	400
Probabilité	0.01	0.06	0.22	0.20	0.17	0.14	0.13	0.06	0.01	0.00

7b. Phase GRÉGAIRE

mm	0	50	100	150	200	250	300	350	400	450
Probabilité	0.01	0.17	0.33	0.16	0.17	0.04	0.03	0.01	0.01	0.01

Pluviométrie mensuelle en mm

précipitations du 1^{er} mois

30 probabilité de développement (expression en %) de l'état LARVE.

précipitations en mm du 2^{ème} mois.

- La probabilité maximale de développement pour les deux phases est de 50 à 100 mm par mois. Cette classe pluviométrique correspond à l'optimum pluviométrique de développement et de croissance des larves.
- Au delà, les pluviométries deviennent défavorables surtout pour la phase grégaire. Mais le criquet à l'état larvaire en phase solitaire est plus résistant aux fortes pluviosités qu'à l'état embryonnaire. Il est confirmé que les larves grégaires supportent mieux la sécheresse que les larves solitaires. Ces dernières sont en contre-partie mieux préparées à supporter un milieu plus humide.

Comme le développement larvaire est long (25 jours au minimum et plusieurs mois si les conditions d'environnement sont juste compatibles avec la survie), il convient d'examiner si l'optimum pluviométrique ne pourrait pas être mieux précisé en comparant simultanément les effets de la pluviométrie des deux mois consécutifs ; le dernier mois étant celui de l'observation.

La figure 8 représente la proportion des cas examinés où un développement larvaire a été observé dans chacune des combinaisons pluviométriques suffisamment fréquentes pour avoir une signification biologique. Il apparaît nettement que la pluviométrie du mois de l'observation a un rôle primordial, ce qui justifie la représentation donnée plus haut. Cependant, si la pluviométrie du mois précédent est proche de l'optimum pluviométrique, il est possible que les effets bénéfiques se manifestent encore le mois suivant même si celui-ci n'est plus aussi favorable (épuisement des réserves en eau du sol, Annexe 1). De plus, il est facile de vérifier que deux mois consécutifs trop secs ou trop pluvieux sont également défavorables au développement larvaire.

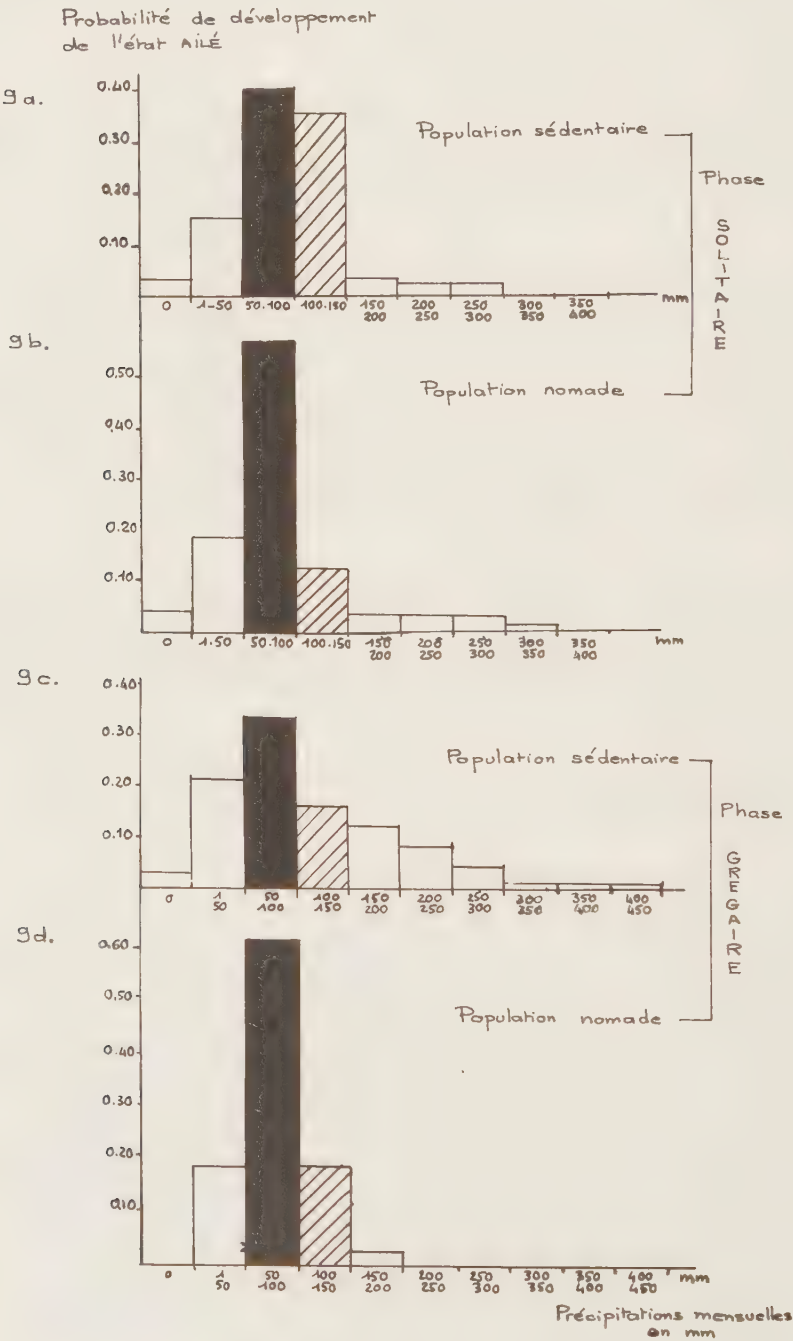
La notion d'optimum pluviométrique pour les larves est donc valable : les pluies agissent le plus souvent indirectement (sauf en cas d'inondation temporaire) par l'intermédiaire de l'alimentation (augmentation rapide de la valeur nutritive des graminées consommées) et de l'humidité relative de l'air ambiant pour raccourcir la durée des stades, diminuer le nombre d'individus effectuant une mue surnuméraire, accroître le taux de croissance, améliorer les possibilités de survie (climatique).

La réduction du temps d'exposition aux facteurs de destruction tels que le prédatisme et le parasitisme est également bénéfique pour la survie des larves.

3. Optimum pluviométrique mensuel de l'ailé

L'effet des précipitations mensuelles sur la probabilité d'observer un développement des ailés est étudié selon les mêmes méthodes que pour les larves en ce qui concerne l'exploitation des archives, en distinguant la phase solitaire (figure 9a) de la phase grégaire (figure 9c). Cependant, les ailés ont des capacités de déplacement beaucoup plus grandes, ce qui leur permet d'exprimer plus facilement leurs préférences hydriques et hygrométriques intégrées ici au niveau pluviométrique. C'est pourquoi, les populations imaginaires sont considérées séparément selon qu'elles sont sédentaires (figures 9a et 9c) ou nomades (figures 9b et 9d). Les populations sédentaires sont seulement capables de déplacements à courtes distances en raison soit de leur âge (ailés à téguements non durcis ou très vieux), soit de la perte de leur intégrité physique (mauvaise exuviation, bords des ailes échanrés). Les populations nomades sont capables de se déplacer sur plusieurs centaines de kilomètres en phase solitaire comme en phase grégaire ce qui leur permet de découvrir des biotopes plus en accord avec leurs exigences. Les déplacements des ailés et le fonctionnement ovarien des reproductrices seront examinés en tenant compte des différences de réponse entre les solitaires et les grégaires en fonction de la pluviométrie.

Figure 9 : Influence de la pluviométrie mensuelle sur la probabilité de développement imaginal du criquet migrateur en saison chaude.



a. Comparaison des réponses des ailés de phase solitaire et des ailés de phase grégaire.

La comparaison des figures 9a, b et 9c, d, amène les commentaires suivants :

- En absence de pluie, il est très peu probable d'observer une croissance numérique des populations. Pour les populations sédentaires, les accroissements observés correspondent à une fin d'évolution larvaire et à une période de mues imaginale. Pour les populations nomades, des apports d'ailés ont été observés sur des biotopes peu favorables, mais ils ne sont jamais durables (système de vents favorisant l'atterrissage des ailés).
- Dès que des pluies orageuses apparaissent (1-50 mm), la probabilité d'observer un développement augmente beaucoup pour toutes les populations considérées. L'amélioration momentanée du milieu permet à la fois un meilleur développement larvaire, donc une plus forte population d'ailés autochtones, et une attractivité plus grande pour les ailés nomades des deux phases.
- L'optimum pluviométrique est nettement mis en évidence pour les ailés en phase solitaire comme en phase grégaire. Il est d'autant plus apparent que les populations sont nomades, c'est-à-dire, ont la possibilité d'exprimer leurs préférences. Cette observation concorde parfaitement avec ce qui a déjà été dit sur le comportement des ailés vis-à-vis de l'humidité.
- A partir de 100 à 150 mm, la probabilité d'observer un développement décroît peu pour les ailés solitaires et sédentaires, davantage pour les autres. Il est curieux de constater que les populations imaginale de phase solitaire paraissent moins bien supporter les fortes pluviométries que les grégaires, ce qui irait à l'encontre du comportement des larves.

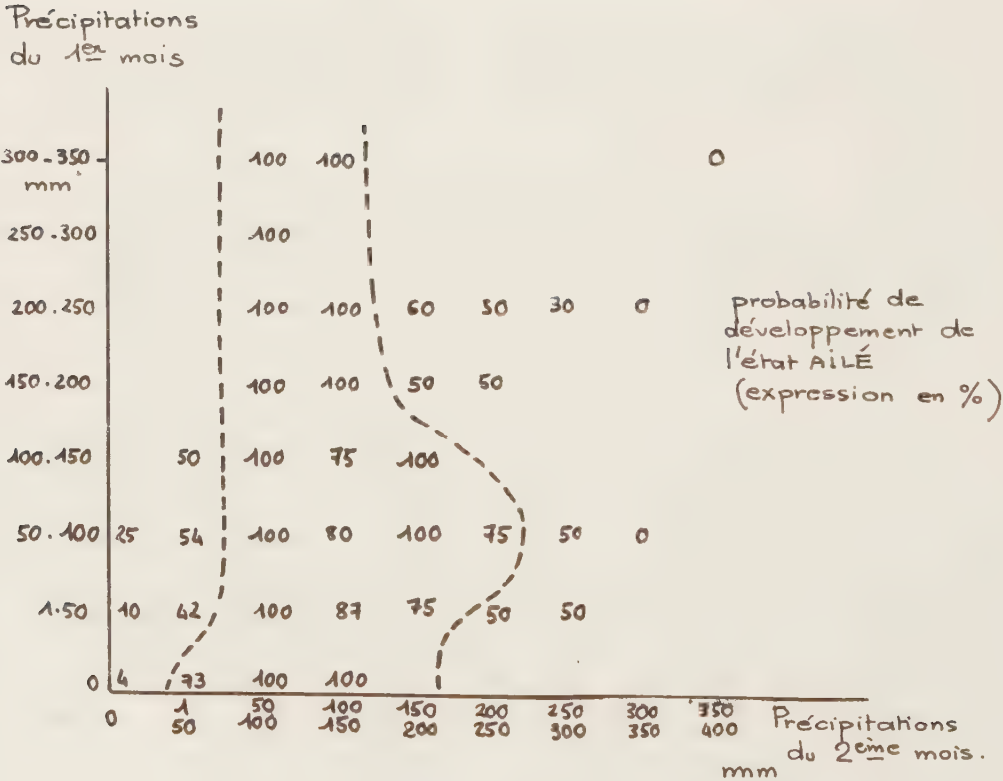
Pour les ailés, LECOQ (1972a) a démontré par des expériences de marquage — recapture que l'activité déambulatoire est exacerbée dès qu'ils sont placés dans un milieu nouveau, incompatible avec leurs besoins hydriques par exemple. L'alimentation à base de graminées sèches entraîne aussi un accroissement de l'activité locomotrice (LAUNOIS M. et LECOQ, 1974b). On voit donc que si l'ailé subit une pluviométrie mensuelle dont les effets sur son environnement lui sont défavorables, il tend à le fuir. Ce comportement explique pourquoi l'optimum pluviométrique apparaît si nettement au niveau des adultes.

Chez les solitaires, une comparaison de l'effet cumulé des pluviométries de deux mois consécutifs sur le pourcentage des cas où l'accroissement des populations est effectivement observé est donnée dans la figure 10 selon une représentation identique à celle utilisée pour les larves (figure 8). Il apparaît que la pluviométrie du mois d'observation a un effet plus important que celle du mois précédent. Par rapport aux larves, les ailés paraissent plus exigeants surtout lorsque l'optimum pluviométrique du mois précédent a encore des effets le mois suivant. Enfin, la probabilité de développement décroît rapidement si la pluviométrie mensuelle reste trop faible ou trop forte deux mois consécutifs. Les ailés solitaires et grégaires, sédentaires et nomades, expriment des tolérances différentes vis-à-vis du facteur hydrique, mais pour tous, l'optimum pluviométrique est réalisé entre 50 et 100 mm. Il est identique à celui des larves et des œufs.

b. Influence de la pluviométrie sur le déplacement des ailés

Lorsque les ailés se déplacent en grand nombre, ils rejoignent toujours la première zone colonisable qui offre des conditions proches de l'optimum pluviométrique et se sédentarisent rapidement si celles-ci persistent. Cette règle a une valeur très générale. LECOQ (1973a) l'a vérifié en montrant qu'à l'échelle mensuelle, la position de l'optimum pluviométrique rend compte des gains et des pertes de populations sur la plaine côtière de l'Extrême-Sud.

Figure 10 : Influence de la pluviométrie de deux mois consécutifs sur la probabilité d'observer un développement imaginal du criquet migrateur le deuxième mois.



Si l'apparition de l'optimum pluviométrique rend très probable l'évolution du milieu dans un sens bénéfique pour l'insecte, inversement, le comportement des ailés est très remarquable dans les cas d'excès d'humidité et d'excès de sécheresse. Deux observations précises sont prises ici comme exemples.

Le 27 janvier 1972, une pluie de 71 mm due au passage d'une dépression tropicale provoque l'inondation partielle et temporaire de la station de Tranombaza. Les ailés se rassemblent dans les parties légèrement surélevées et restent en place. Le jour suivant, on enregistre une pluie de 34 mm. Le sol déjà détrempé est de nouveau inondé. Le lendemain, la densité des ailés diminue des 2/3. Dans le même temps, une remontée de la sex-ratio révèle le départ d'une plus grande proportion de femelles que des mâles. La figure 11 montre l'évolution de l'humidité relative et les variations de la densité imaginale et de la sex-ratio. Avant le moment d'envol d'une partie des ailés, l'humidité relative a été anormalement forte dans la journée (plus de 80 % d'humidité relative à 16 heures).

Le 18 janvier de la même année, un cas de départ d'ailés par suite d'hypersécheresse est observé sur la station d'Antsokoaky (située à 60 km de Tranombaza). La moitié des ailés présents dans un fourré clair à *Acacia f.* et une prairie à *Cynodon d.* sont partis à la suite d'une journée particulièrement sèche par rapport aux jours précédents. L'humidité relative est de 40 % pendant les heures les plus chaudes et l'air est resté exceptionnellement chaud et sec en début de nuit (figure 12). L'évolution de la sex-ratio montre que les femelles sont parties en plus grand nombre que les mâles comme dans la situation précédente.

Plusieurs situations intermédiaires font penser que plus les conditions nouvelles d'environnement s'éloignent de l'optimum écologique, plus la fraction émigrante est importante. Dans les deux exemples rapportés, il subsiste une population résiduelle, peut-être de qualité particulière, encore importante. Il faut aussi noter que les femelles sont plus sensibles que les mâles aux variations du milieu, ou du moins, sont plus aptes à exprimer des préférences en se déplaçant par le vol.

De ceci, il ressort que la notion d'optimum pluviométrique rend compte des déplacements les plus importants du criquet migrateur même si d'autres facteurs interviennent pour en déterminer l'importance et la distribution.

c. Influence de la pluviométrie sur le fonctionnement ovarien

Le nombre d'œufs déposés sur une station dépend de trois facteurs :

- le nombre d'œufs produits à chaque ponte,
- le nombre de pontes effectuées par chaque femelle féconde,
- le nombre de femelles pondant effectivement sur la station.

Les variations mensuelles du nombre moyen d'œufs par ponte du criquet migrateur observées dans le Sud-Ouest de l'Ile sont récapitulées dans le tableau 5 en fonction de la pluviométrie moyenne. L'origine de ces données est très diverse : hétérogénéité des populations examinées, spectres alimentaires différents, conditions thermiques non similaires. Cependant, compte tenu de l'altération de ces variables par le nombre d'années considérées, il ressort clairement que le facteur pluviométrique agit sur la fécondité des femelles.

Au mois d'octobre, il faut au moins 75 mm d'eau par mois pour que la fécondité moyenne augmente, soit la réalisation de l'optimum pluviométrique. Mais l'effet de cette quantité de pluie varie en fonction de la période de l'année. En saison des pluies, le nombre d'œufs par ponte atteint un palier puis décroît même si l'optimum pluviométrique persiste (en mai la fécondité diminue de moitié même si le facteur hydrique reste favorable). Cette différence s'explique non pas par le seul effet de la température puisqu'en juin juillet (mois le plus frais), la fécondité n'est pas forcément aussi faible, mais par le facteur alimentaire : la valeur nutritive des graminées diminue considérablement en fin de vie active (évolution phénologique). Pratiquement, cela veut dire que l'effet de l'optimum pluviométrique sur la production des

Figure 11 : Relation entre le départ des aîlés et une trop forte humidité ambiante (pluies, inondation, humidité relative élevée). Observation à Tranombaza sur le Plateau Mahafaly.

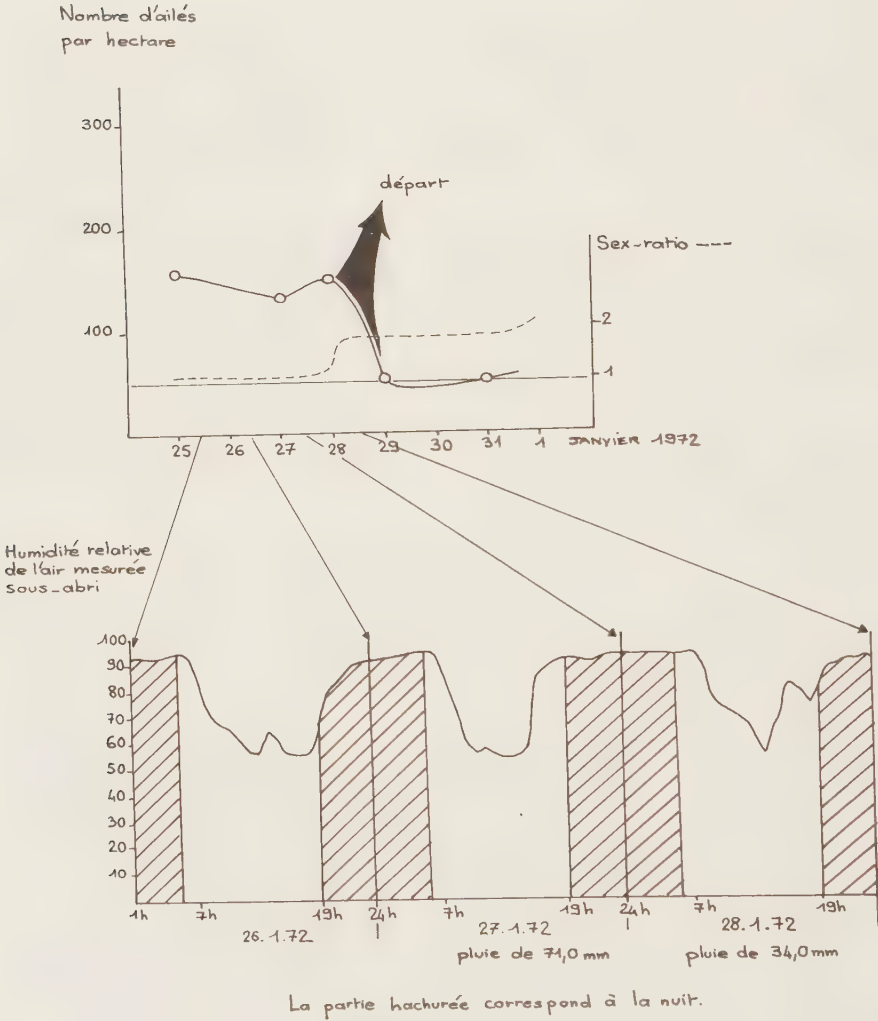


Figure 12 : Relation entre le départ des ailés et la sécheresse de l'air (observation sur deux biotopes à Antsoakoaky sur le Plateau de Bétioky).

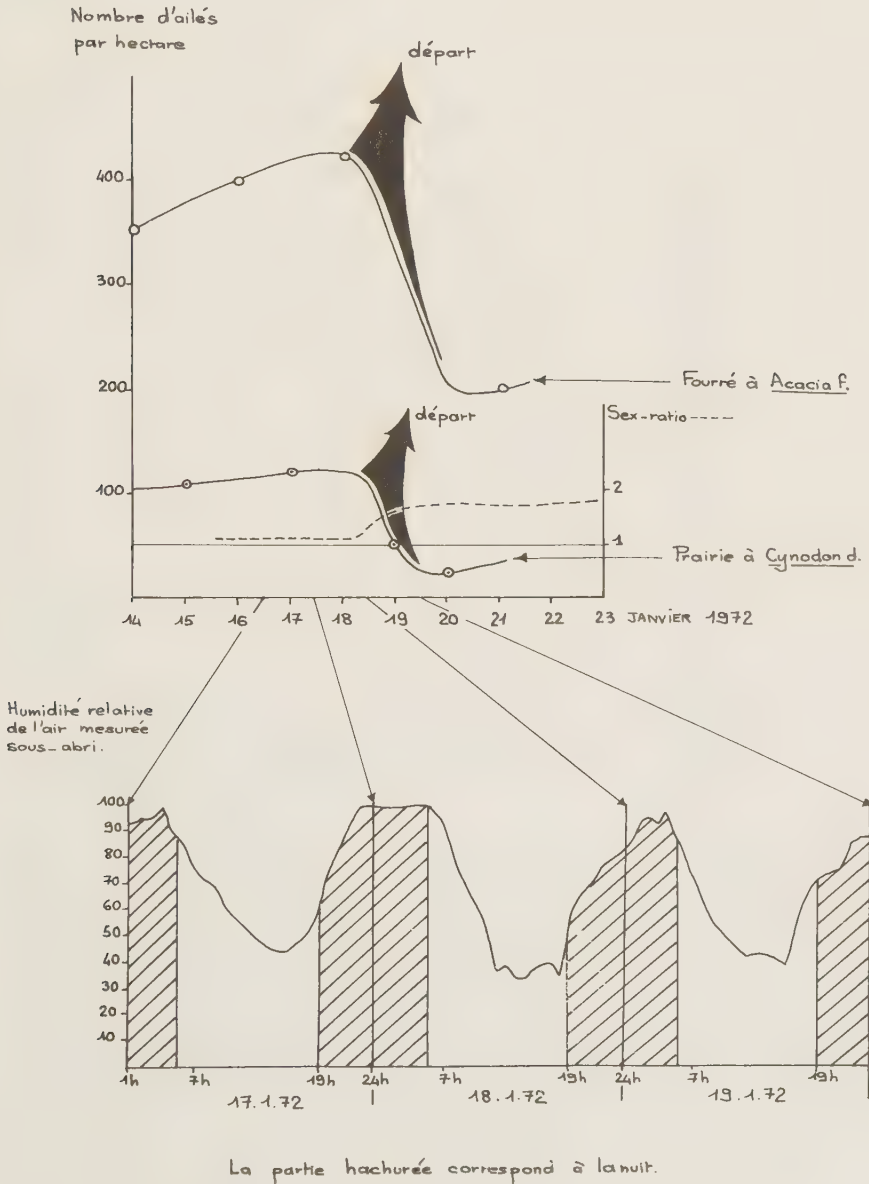


Tableau 5 : Relation entre la pluviométrie moyenne mensuelle et le nombre moyen d'œufs par ponte du criquet migrateur à Madagascar.

(observations cumulées 1969-1971-1972-1973).

	PRECIPITATIONS MOYENNES MENSUELLES (classes et moyennes pluviométriques)									
	0 mm	1-10 mm	11-20 mm	21-30 mm	31-50 mm	51-100 mm	101-150 mm	151-200 mm	201-250 mm	251 mm
OCTOBRE				51	56	81.64				
NOVEMBRE			59	67.60.50	68	67				
DECEMBRE			52		50.50.61		76.81	86		
JANVIER										
FEBVIER							66.92.65 61.54	60	79.78	
MARS		64			56	66.65.63 61.61.64.68		73		
AVRIL	61	60.38 44.46	41.49				57.56			
MAI	52.37	26.35.29		34						
JUIN	56.17.31				40.39					
JUILLET	47	52.40 48.50								
AÔT		83.39 48.44								
SEPTEMBRE			48.52 60.45							

œufs par ponte est maximal en début de saison des pluies, au moment où le tapis végétal se reconstitue à l'aide de nouvelles repousses et de nouvelles germinations. Le facteur alimentaire serait donc à considérer si l'on voulait étudier les variations saisonnières de l'influence de l'optimum pluviométrique sur la physiologie de l'insecte car de nombreuses études sur la nutrition du criquet migrateur (LAUNOIS M.H., 1972a, 1972b, 1973a et 1973b) ont montré à quel point son fonctionnement ovarien dépend de la valeur nutritive de la végétation. Dans les conditions d'observations (17 œufs en juillet - 92 œufs en janvier), la fécondité moyenne à chaque ponte varie au maximum d'un facteur 5.

Si l'on examine les variations du nombre moyen de pontes émises par chaque femelle féconde en fonction de la pluviométrie mensuelle dans le tableau 6, aucune relation n'apparaît entre les 2 données.

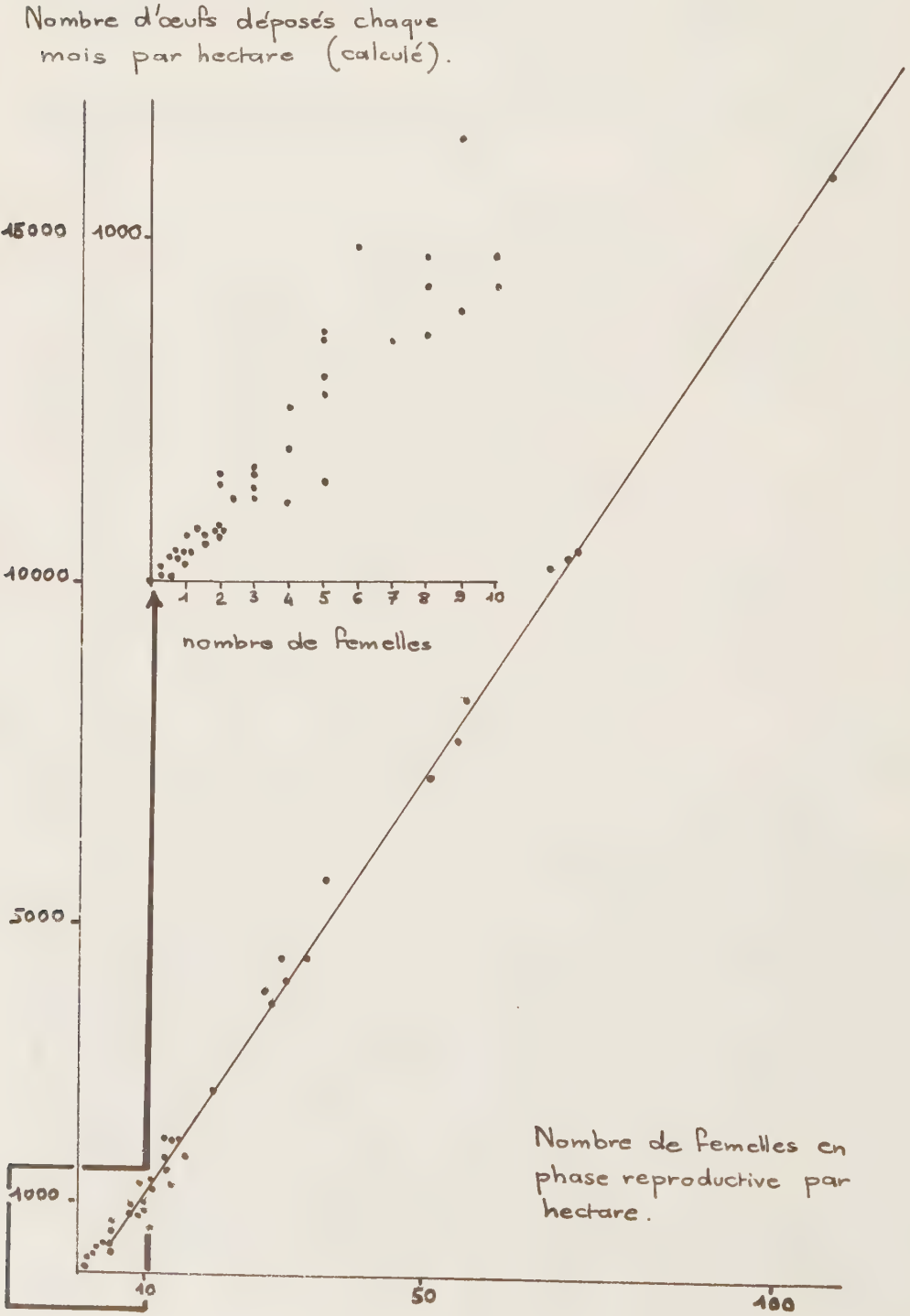
Tableau 6 — Relation entre le nombre de pontes effectuées par femelle féconde dans la nature et la pluviométrie moyenne mensuelle.

Pluviométrie mensuelle	0 mm	1 50	50 100	100 150	150 200	200 250
Nombre de pontes par femelle féconde	2,1	2,3 : 2,0	2,0	2,0	2,0	1,9
		2,0 : 1,4	2,3	1,7	2,1	1,8
		1,9 : 1,7	2,1	2,3	1,7	
		1,6 : 1,7	2,1	1,7		
		1,6 : 1,5	1,6	1,6		
		2,2 : 2,5	2,1	2,1		
		1,2 : 2,0	2,4			
		2,5 : 3,7				
		2,0 : 1,7				
		2,2 : 2,0				
		1,9 : 2,3				
		2,1 : 2,2				
		2,0 :				
		1,5 :				
		2,3 :				

Le nombre de ponte est très constant tout au long de l'année et varie peu en fonction des biotopes (facteur maximal de variation : 3).

En comparaison des deux premiers facteurs de variation du nombre d'œufs déposés sur une station, le nombre de femelles fécondes paraît le plus important puisqu'il varie de 1 à 1000 fréquemment dans le Sud et le Sud-Ouest. La figure 13 montre la relation entre le nombre moyen mensuel de femelles en phase reproductive et le nombre d'œufs qu'elles sont susceptibles de déposer chaque mois. La production mensuelle des œufs est calculée en multipliant la fécondité moyenne de chaque femelle (nombre d'œufs par ponte x nombre de pontes par femelle féconde) par le nombre de femelles en phase reproductive par hectare. Le nombre moyen d'œufs déposés par hectare ainsi calculé ne correspond pas forcément à l'estimation que l'on pourrait trouver en effectuant des recherches d'oothèques dans le sol puisqu'il n'est pas prouvé que toutes les femelles pondent sur place. Il suffit cependant à montrer la prépondérance du nombre de femelles participant à la ponte sur la production des œufs au niveau d'une population hypothétiquement sédentaire. Ce n'est qu'en cas de faible densité que les autres facteurs interviennent, ce qui se traduit par une moins bonne corrélation entre le nombre d'œufs produits et le nombre de femelles en phase reproductive.

Figure 13 : Relation entre le nombre d'œufs déposés chaque mois par hectare et le nombre moyen mensuel de femelles en phase reproductrice.



Il se trouve que l'optimum pluviométrique influe beaucoup sur le nombre de femelles en phase reproductrice. Ainsi, il est logique de considérer qu'il a un rôle primordial au niveau du nombre d'œufs déposés dans une station même si son action sur la fécondité par ponte est saisonnière et que son action sur le nombre de pontes par femelle féconde n'est pas prouvée.

L'optimum pluviométrique mensuel a de nombreux effets sur les ailés : il favorise l'apparition de jeunes adultes (accélération du développement larvaire), diminue le temps nécessaire au durcissement cuticulaire et le délai de maturation sexuelle, lève la quiescence ovarienne des individus âgés jusqu'alors stériles, accroît la fécondité par ponte des femelles et la fertilité des œufs. De plus, il coïncide souvent avec l'arrivée d'ailés allochtones venant renforcer les populations locales. Enfin, il agit aussi sur le nombre de reproductrices prenant part à la ponte, et a une action prépondérante sur le nombre d'œufs déposés par unité de surface dans les stations colonisées par les ailés.

Pour les trois stades biologiques : œuf, larve et adulte et pour les deux phases, l'existence d'un optimum pluviométrique est donc démontré. Il est réalisé le **plus probablement entre 50 et 100 (150) mm par mois, la séquence pluviométrique idéale étant de 2 pluies par semaine espacées de 3 à 4 jours et de 10 mm chacune (*)**. Son action principale est limitée à la saison chaude quand l'optimum thermique de développement et de croissance est réalisé dans l'ensemble de l'aire d'habitat. En saison fraîche, il a une importance moins grande, bien que le facteur sécheresse aggrave toujours l'effet des basses températures. Il sera démontré plus loin que la végétation du Sud - Sud-Ouest est particulièrement apte à réagir à toute période de l'année au facteur hydrique. C'est pourquoi **l'optimum pluviométrique mensuel de développement et de croissance du criquet migrateur a une valeur potentielle primordiale. Son apparition dans une région de l'aire d'habitat de l'insecte constitue un critère d'appréciation de la valeur potentielle de celle-ci pour l'acridien puisque les milieux concernés évoluent alors dans un sens bénéfique pour l'espace.**

CONCLUSIONS

Pendant toute la saison chaude, l'optimum thermique du criquet migrateur est généralement réalisé sur l'ensemble de son aire de distribution. Le facteur hydrique est alors le principal élément limitant du développement et de la croissance de l'insecte et de la végétation graminéenne dont il se nourrit. Vis-à-vis du facteur pluviométrique qui est une expression particulière du facteur hydrique, le criquet migrateur se comporte en insecte **mésohyrophile**, c'est-à-dire que les faibles et les fortes précipitations lui sont également défavorables. L'élément nouveau est l'introduction de la notion d'**optimum pluviométrique** mensuel, valable pour chacun des états biologiques et phasaires. Il implique non seulement une certaine quantité d'eau par mois mais aussi une distribution temporelle particulière des pluies pour que l'optimum soit idéalement réalisé (une pluie de 10 mm tous les 3 ou 4 jours). Son importance sur la dynamique des populations est telle qu'il constitue un critère d'appréciation de la valeur potentielle d'un milieu pour l'acridien : si l'optimum pluviométrique (50 à 100 (150) mm) apparaît, le milieu concerné évolue généralement dans un sens bénéfique pour le criquet migrateur, à condition que les autres facteurs intervenant dans sa distribution spatiale soient également réalisés (sens des vents dominants, formations végétales...).

Grâce à l'exploitation des données d'archives acridiennes jusqu'alors inutilisées correspondant à 35 années d'observations dans des environnements très diversifiés, confrontées

(*) Une justification de la notion d'optimum pluviométrique à partir d'une étude du bilan hydrique du sol est proposée par GERBIER (1974, communication personnelle) et figure en annexe 1.

à nos propres observations, une classification (*) de la pluviosité mensuelle peut être faite d'après son effet le plus probable sur l'acridien en tenant compte de la diversification possible à l'échelle locale :

- 0 à 10 mm d'eau par mois : incompatible avec le développement et la croissance du criquet migrateur ;
- 10 à 30 mm : rarement compatible ;
- 30 à 50 mm : compatible ;
- 50 à 100 (150) mm : favorable (optimum pluviométrique) ;
- 150 à 250 mm : peu compatible ;
- 250 mm : rarement compatible.

Cette échelle d'appréciation non symétrique par rapport à l'optimum pluviométrique va nous permettre d'étudier l'évolution spatiale et temporelle de celui-ci à Madagascar et corrélativement, de suivre les circonstances pluviométriques réalisant soit l'excès de sécheresse, soit l'excès d'humidité pour le criquet migrateur.

(*) Les classes pluviométriques ont été déterminées à la suite de l'observation de l'effet des différentes pluviosités sur l'imprégnation du sol en eau et des conséquences sur la végétation.

II – REALISATION SPATIALE ET TEMPORELLE DE L’OPTIMUM PLUVIOMETRIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR

Du fait de son tempérament mésohygrophile, le criquet migrateur a tendance à se maintenir le plus longtemps possible dans des régions soumises à une pluviométrie mensuelle de 50 à 100 (150) mm, optimum le plus probable de développement et de croissance. Cependant, le caractère bien tranché des saisons dans l’année et l’évolution dynamique des pluies empêchent la réalisation d’une telle pluviométrie mensuelle sur une même région pendant une longue période. En conséquence, les déplacements et la multiplication du criquet migrateur sont conditionnés par l’évolution spatiale et temporelle de la pluviométrie au cours de l’année. Nous l’avons étudiée sur l’ensemble de l’aire d’habitat, et plus particulièrement dans le Sud et le Sud-Ouest de l’île pendant une année moyenne puis dans ses variations interannuelles. L’examen des 35 dernières années d’archives météorologiques pour les principales régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest par rapport à l’optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur conduit à proposer une classification nouvelle des ensembles régionaux bien adaptée au problème acridien. Chacune des aires sera décrite en tenant compte de sa signification générale pour le cycle biologique annuel du criquet migrateur.

A. REALISATION DE L’OPTIMUM PLUVIOMETRIQUE PENDANT UNE ANNEE MOYENNE

L’évolution pluviométrique saisonnière sur l’aire d’habitat du criquet migrateur est analysée pour une année météorologiquement moyenne (intégration des données pluviométriques sur un intervalle d’au moins 20 ans).

Très généralement, le relèvement saisonnier des températures précède l’apparition des pluies efficaces, ce qui fait apparaître une saison chaude et sèche avant la saison chaude et humide. Ce décalage signifie que le développement de l’acridien ne dépend plus que du facteur hydrique, d’autant que la végétation est elle-même très apte à répondre aux pluies à cette période de l’année. Il est donc judicieux de placer le début de l’année acridienne au mois d’octobre, date à partir de laquelle l’insecte peut se multiplier abondamment.

A l’échelle de Madagascar, les zones bioclimatiquement favorables au criquet migrateur sont indiquées pour chaque mois sur les cartes de la figure 14 selon les critères suivants :

- précipitations mensuelles comprises entre 50 et 100 mm ;
- température moyenne sous abri supérieure à 20°C à partir des cartes isohyètes et isothermes de l’ATLAS DE MADAGASCAR (1969).

Les zones hostiles à la colonisation par l’acridien sont aussi représentées : elles correspondent généralement à des formations végétales particulières (forêt dense ombrophile, forêt littorale, forêt secondaire, marais).

Pour le Sud et le Sud-Ouest, les cartes isohètes mensuelles de RAVET (1958) représentées dans la figure 15 sont interprétées en fonction de la valeur écologique moyenne des bilans pluviométriques mensuels pour le criquet migrateur (référence au chapitre précédent).

L’évolution de la pluviométrie est successivement examinée en saison des pluies puis en saison sèche. Dans chaque cas, l’estimation des surfaces concernées par la réalisation de l’optimum pluviométrique de développement et de croissance du criquet migrateur est effectuée.

1. Saison des pluies

En dehors de la région Est de l'île déjà décrite comme étant peu propice au développement du criquet migrateur, les premières régions de l'aire d'habitat du versant Ouest recevant des précipitations comprises entre 50 et 100 mm au mois d'octobre sont constituées par les savanes du Nord-Ouest. Ces pluies mettent fin à une saison sèche de plusieurs mois. Elles ont un impact biologique considérable aussi bien pour le tapis végétal (graminées dominantes : *Heteropogon contortus*, *Hyparrhenia rufa*, *Hyparrhenia dissoluta*) que pour les populations acridiennes.

En novembre, l'intérieur des terres du Nord-Ouest devient trop pluvieux pour le criquet migrateur. Les zones nouvellement favorables sont situées à la périphérie, près de la côte, et s'étendent vers l'intérieur au Sud-Ouest de l'île. Il s'établit entre le Nord-Ouest et le Sud-Ouest un véritable couloir bioclimatique favorable au criquet. Il est formé par les vallées comprises entre le plateau de Bemahara et celui du Bongolava. Cet axe s'ouvre en novembre au niveau de la plaine du Zomandao au nord de Ihosy et donne accès à l'immense plateau de l'Horombe (carte en annexe 2). Une communication avec la région du Manja est possible à l'ouest du massif du Makay.

Au mois de décembre, toute l'île est soumise à des pluviométries supérieures à celles requises pour un développement optimal du criquet migrateur sauf dans la région occidentale du Sud-Ouest. La même situation se prolonge puis s'accuse en janvier et en février (figure 14). **Le Sud – Sud-Ouest est alors momentanément la seule région potentiellement favorable pour l'acridien.**

Si l'on considère le déplacement de l'optimum pluviométrique dans le Sud et le Sud-Ouest (figure 15) au cours de l'année moyenne (1931 à 1955), plusieurs remarques s'imposent :

- La progression des isohyètes délimitant les régions touchées mensuellement par l'optimum pluviométrique se fait de l'intérieur des terres vers la côte d'octobre à janvier. Un retrait des pluies, amorcé en février et accentué en mars, se traduit par une évolution inverse de l'optimum pluviométrique non symétrique de celle ayant lieu en début de saison des pluies.
- L'évolution spatiale de l'optimum pluviométrique est régulière en saison des pluies, c'est-à-dire que les régions successivement atteintes sont proches les unes des autres. Pour certaines d'entre elles situées dans le Sud – Sud-Ouest, la probabilité pour que deux mois consécutifs soient biométéorologiquement favorables à l'acridien est plus élevée qu'à l'intérieur des terres.
- La persistance des pluies en mai-juin dans la région d'Ambovombe est un ultime refuge hydrique pour le criquet migrateur en début de saison sèche. Le Nord-Ouest devient au mois d'avril la seule partie de l'île généralement favorable au criquet migrateur. La situation est presque inverse de celle d'octobre, à ceci près que les surfaces concernées par l'optimum pluviométrique sont plus importantes.

2. Saison sèche

De juin à septembre, les zones pluviométriquement favorables se trouvent toutes dans l'Est de l'île et ce n'est qu'au Nord-Est que pourraient apparaître des conditions écologiques compatibles avec le développement de l'acridien. Ainsi, de mai à septembre, l'ensemble de l'aire d'habitat du criquet migrateur est soumis à un déficit pluviométrique défavorable à l'insecte auquel s'ajoute l'effet des basses températures. Ce n'est que localement qu'il peut bénéficier de conditions hydriques moins sévères (pourtour des rizières, mares temporaires, méandres des fleuves, deltas, bas-fonds) dans le Sud et le Sud-Ouest.

En résumé, le criquet migrateur bénéficie le plus souvent de la réalisation de l'optimum pluviométrique seulement pendant 7 mois de l'année. En octobre et avril (mois de transition entre saisons), l'optimum pluviométrique est réalisé essentiellement dans le Nord-Ouest. De novembre à mars, les conditions pluviométriques les plus bénéfiques au criquet migrateur ne sont présentes que dans le Sud et le Sud-Ouest selon une gradation d'ailleurs particulière. Une zone limitée au Sud (partie orientale) subit des précipitations efficaces pour l'acridien jusqu'en mai ou juin.

3. Estimation des surfaces concernées par l'optimum pluviométrique

Le recensement des surfaces potentiellement colonisables par le criquet migrateur sur l'ensemble de l'Ile montre la progression mensuelle la plus probable dans le tableau 7.

Tableau 7 — Evolution mensuelle des surfaces colonisables par le criquet migrateur à Madagascar pendant une année moyenne.

Saison chaude et humide		Saison fraîche et sèche	
Octobre	: 4.000.000 hectares	Mai	: 750.000 hectares
Novembre	: 10.000.000 hectares	Juin	: 250.000 hectares
Décembre	: 1.500.000 hectares	Juillet	: 250.000 hectares
Janvier	: 750.000 hectares	Août	: 125.000 hectares
Février	: 250.000 hectares	Septembre	: 750.000 hectares
Mars	: 5.500.000 hectares		
Avril	: 10.250.000 hectares		

D'octobre à avril, les superficies des régions les plus favorables à l'insecte évoluent mensuellement selon une extension régulière (déplacement progressif de l'optimum pluviométrique d'un mois au suivant). Par contre, de mai à juin, les surfaces favorables se trouvent très éloignées les unes des autres, ce qui rend peu probable leur colonisation active par le criquet migrateur.

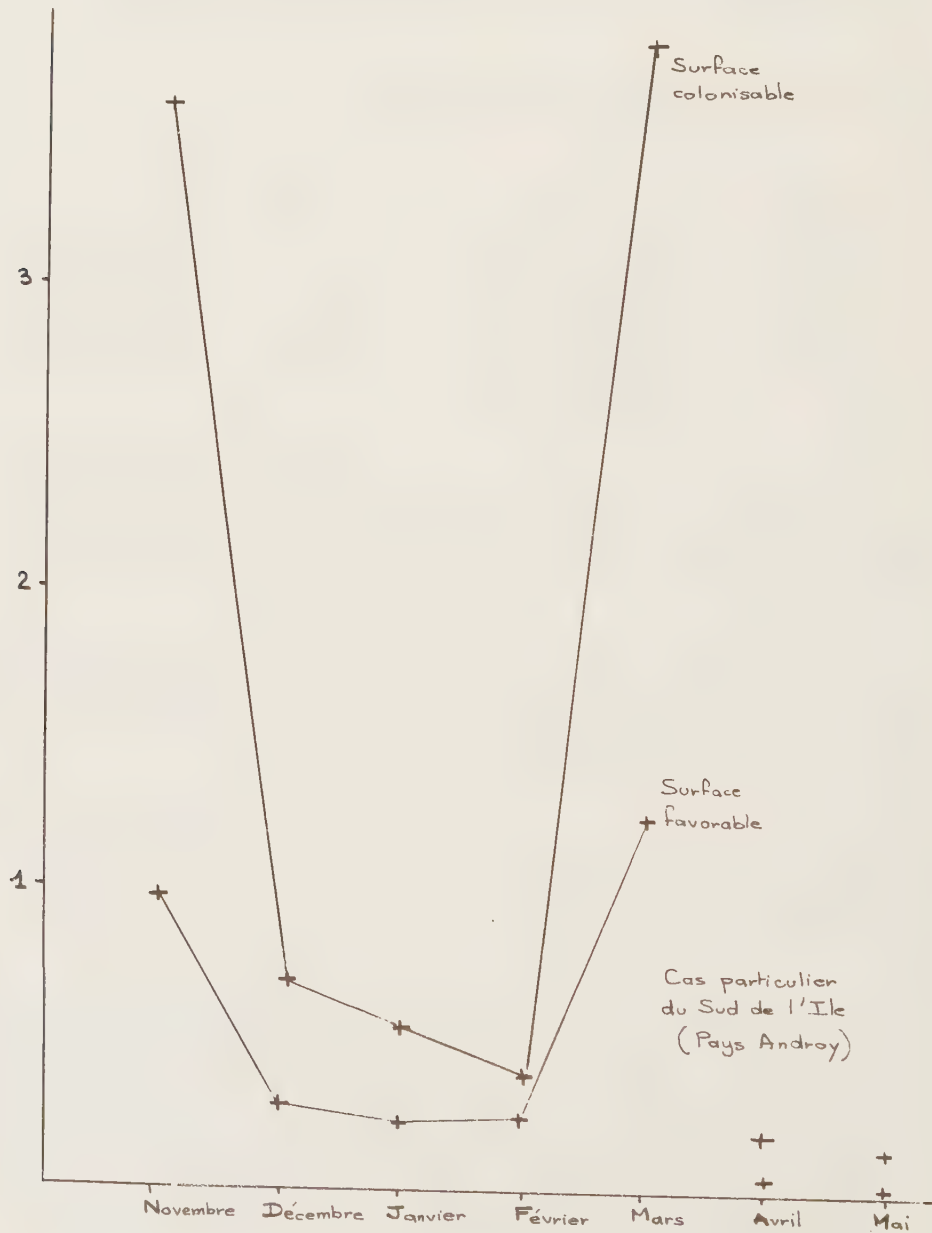
La progression des surfaces où l'optimum pluviométrique est réalisé en saison chaude est importante à souligner : elle augmente d'octobre à novembre, diminue de novembre à février (acmé de la saison des pluies) et augmente à nouveau de février à avril. L'effet de l'optimum pluviométrique est donc d'abord celui d'un facteur de concentration des ailés (facteur 40) puis celui d'un facteur de dilution des populations imaginales.

Sans reprendre les résultats complets des études détaillées de DURANTON et LAUNOIS M. (1972 et 1973) sur l'estimation des surfaces potentiellement favorables au criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest (*), on peut donner un aperçu de l'évolution des superficies concernées par l'optimum pluviométrique pendant la saison des pluies en tenant compte des capacités d'attractivité différentes des régions naturelles par rapport à l'acridien.

(*) La méthode d'estimation des surfaces mérite d'être rappelée. Il s'agissait d'évaluer les surfaces colonisables par le criquet migrateur (essentiellement sur la base des formations végétales préférées par celui-ci) et parmi elles, les surfaces particulièrement favorables à l'insecte, c'est-à-dire les associations végétales typiquement mésohygrophiles. Un premier traitement a été fait à partir de l'interprétation des cartes d'état-major au 1/100.000e que nous avons actualisées par des reconnaissances aériennes. Pendant un mois, à raison de 4 heures de vol par jour, des estimations à vue des différentes surfaces rencontrées (formations ligneuses, herbeuses, rudéralisées... hyperxérophiles, xérophiles, mésophiles...) à l'intérieur de chaque région naturelle ont été faites par deux observateurs (expression des observations en pourcentage). La confrontation des estimations effectuées par chacun d'eux a montré une bonne concordance après apprentissage sur des régions bien connues. Le calcul de la superficie de chaque type de formation végétale identifié est établi par rapport aux estimations planimétriques. Un tel procédé, justifié en absence de couverture photographique aérienne récente et complète, est opérationnel grâce à la connaissance précise de l'aspect des formations végétales et de leur signification vis-à-vis du facteur hydrique établie au cours de très nombreuses prospections terrestres préalables.

Figure 16 : Évolution mensuelle des surfaces colonisables et favorables au criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest en saison chaude.

Surface concernée par
l'optimum pluviométrique
en millions d'hectares



Sur la figure 16, sont représentées l'évolution mensuelle des surfaces colonisables et parmi elles, l'évolution des surfaces correspondant à des milieux mésotrophes particulièrement favorables à l'insecte. Nous remarquons :

- La chute brutale des superficies déjà notée en début de saison des pluies pour l'ensemble de l'aire d'habitat est confirmée lorsqu'il est tenu compte uniquement des surfaces réellement colonisables du Sud et du Sud-Ouest. Si les ailés suivent en majorité le déplacement de l'optimum pluviométrique, de novembre à décembre il se produit donc une concentration des individus, renforcée jusqu'en février et au contraire une dispersion à partir de ce même mois, les surfaces colonisables devenant très étendues.
- Entre décembre et février, une stabilisation de l'importance des surfaces mésotrophes a lieu bien qu'elles ne soient pas géographiquement exactement les mêmes d'un mois au suivant.
- La région d'Ambovombe (carte en annexe 2) est un cas particulier dans le sens où les vents dominants (alizés venant de l'est et du sud-est) s'opposent généralement à la recolonisation de cette enclave climatique par les ailés qui se sont dispersés en avril vers l'intérieur des terres.

En conclusion, les surfaces concernées par l'optimum pluviométrique diffèrent beaucoup d'un mois au suivant en saison des pluies. Nous retiendrons surtout que le Sud - Sud-Ouest est la dernière zone atteinte à l'acmé de la période pluvieuse, alors que le reste de l'Ile est généralement soumis à des pluviométries trop fortes pour le criquet migrateur.

B. VARIATIONS INTERANNUELLES DE REALISATION DE L'OPTIMUM PLUVIOMETRIQUE

L'apparition de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur dépend de l'évolution pluviométrique générale, elle-même très variable à mesure que l'on se rapproche des zones les moins arrosées. Il s'agit donc de discuter de la notion d'année moyenne, des conditions de réalisation de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur, des particularités pluviométriques de chaque année, et de l'importance des années dites exceptionnelles pour l'étude de cet acridien.

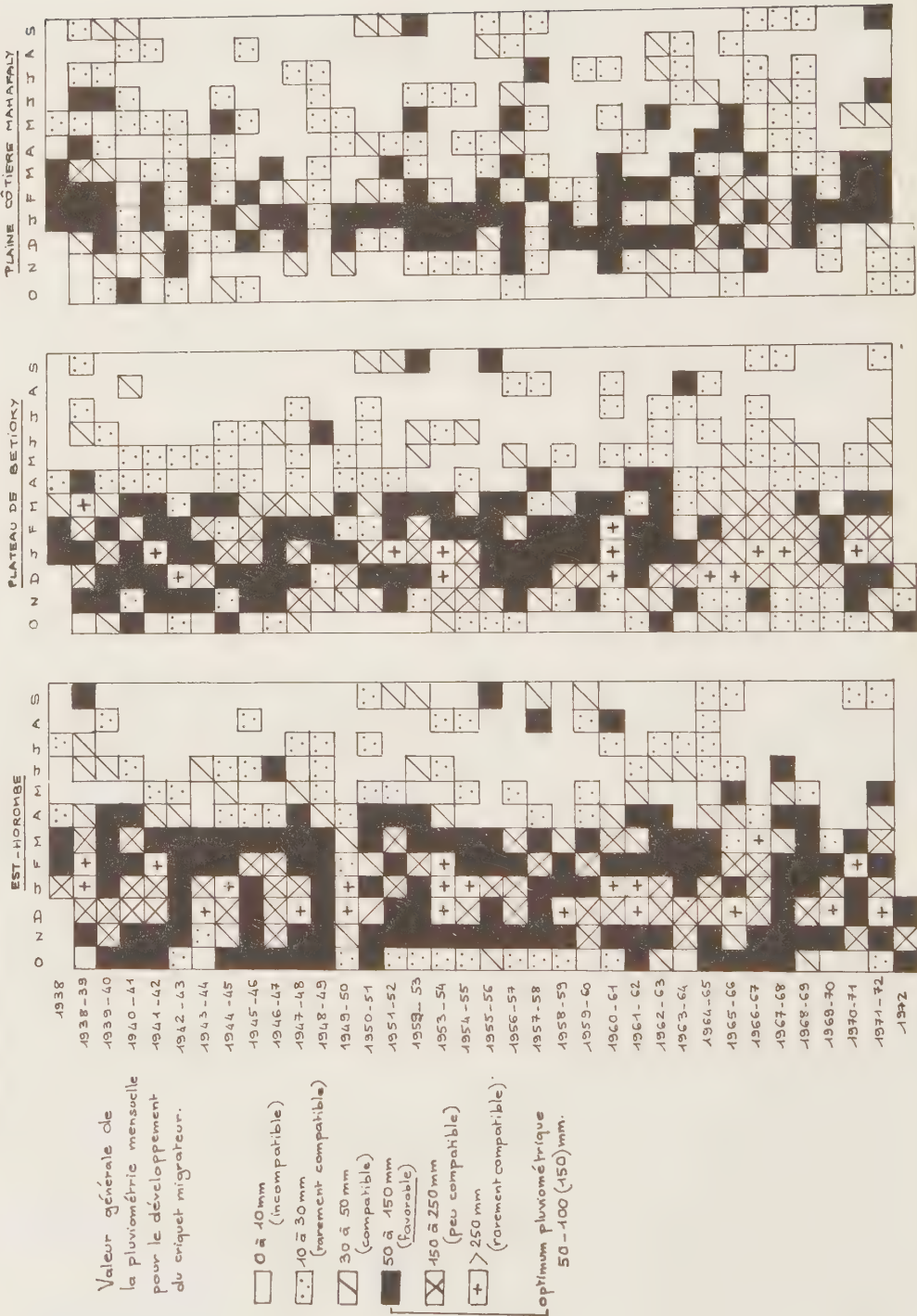
1. Notion d'année moyenne

Une année moyenne correspond à une sommation arithmétique de toutes les pluviométries observées chaque année pendant une période assez longue : au moins 20 ans. Cet intervalle de temps semble ne pas suffire à donner une image fidèle des bilans pluviométriques pour un ensemble de régions naturelles. Ainsi, dans le Sud et le Sud-Ouest, la comparaison des cartes isohyètes de RAVET (1958) établies sur un intervalle de 25 ans (1931 à 1955, figure 15) avec celles de DARNHOFFER (1973d) établies sur un intervalle de 22 ans (1950 à 1971, figure 18 f.) montre qu'elles ne sont pas identiques ; les caractéristiques de l'année moyenne paraissent avoir évolué pendant ces deux périodes (*). Ces variations à grandes amplitudes seront très importantes à rappeler ultérieurement pour comprendre l'évolution possible du problème acridien dans les années futures.

De fait, la dispersion de données autour de la moyenne est considérable. Pour en rendre compte, MULLER (1973) a étudié les valeurs moyennes (et les écarts-types) des dates de début et de fin de saison des pluies dans le Sud-Ouest de Madagascar (1958-1970). Il

(*) Notons cependant que les tracés des lignes isohyètes correspondent à des extrapolations à partir de mesures précises mais en nombre limité. L'augmentation du nombre de stations pluviométriques a pu modifier la précision des cartes.

Figure 17 : Hétérogénéité pluviométrique mensuelle interannuelle dans trois régions naturelles fréquentées par le criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar.



distingue 4 zones (carte en annexe 2) qui sont caractérisées dans le tableau 8 :

- Zone A comprise entre la Menarandra et le Mandrare,
- Zone B comprise entre l’Onilany et le Menarandra,
- Zone C comprise entre le Mangoky et l’Onihahy,
- Zone D comprise entre l’Isalo, le Makay et les montagnes de l’Est.

Pour définir le début de la saison des pluies, il considère la décade (n + 1) caractérisée par l’augmentation la plus élevée de la quantité de pluie par rapport à la décade précédente (n) d’une année entre le 1er septembre (décade 25) et le 31 décembre (décade 36). La fin de la saison des pluies est déterminée selon le même principe mais par rapport à une diminution de la quantité de pluie décadaire entre le 1er janvier et le 30 avril. L’expression des moyennes des dates de début et de fin de saison des pluies est complétée par le calcul des écarts-types correspondants.

Un exemple détaillé est donné dans la figure 17 où sont comparées, de 1938 à 1972, les pluviométries mensuelles de trois régions naturelles importantes pour le criquet migrateur : l’Est-Horombe, le plateau de Betioky et la plaine côtière Mahafaly. La pluviosité de chacun des 420 mois successifs considérés est indiquée en fonction des classes pluviométriques dont la signification la plus fréquente pour le criquet migrateur a déjà été donnée. Ainsi, la représentation permet-elle de se rendre compte très facilement de l’importance relative des périodes sèches (pluviométrie mensuelle inférieure à 50 mm), humides (pluviométrie mensuelle supérieure à 150 mm) ou favorables (optimum pluviométrique 50 à 100 (150) mm).

Tableau 8 — Valeurs moyennes et écarts types de début et de fin de la saison des pluies dans le Sud-Ouest de Madagascar (1958-1970), selon MULLER (1973).

Ensemble de régions	Début de saison des pluies		Fin de saison des pluies	
	Moyennes	Ecart-types	Moyennes	Ecart-types
Zone A	17 novembre	± 58 jours	26 février	± 32 jours
Zone B	22 novembre	± 55 jours	20 février	± 32 jours
Zone C	29 novembre	± 42 jours	19 février	± 26 jours
Zone D	24 novembre	± 44 jours	22 février	± 26 jours

Par rapport à l’hétérogénéité pluviométrique inter-annuelle, la période de 35 ans peut paraître un peu courte pour rendre compte des caractéristiques moyennes pluvioclimatiques de chaque région. Il n’est cependant pas certain que l’étude d’une période plus longue (dans l’hypothèse où les données seraient exploitables) apporterait plus de précision par suite d’une évolution climatique probable dans les dernières décades pour cette région de l’Ile. Cette période de temps correspond à plus de 140 générations successives pour le criquet migrateur, ce qui est suffisant pour dégager les caractéristiques majeures de son évolution saisonnière. La définition de l’année moyenne est utile pour décrire le cadre général dans lequel l’acridien évolue, mais les particularités pluviométriques de chaque année sont localement plus importantes pour étudier en détail le comportement du criquet migrateur.

2. Conditions de réalisation de l’optimum pluviométrique

L’optimum pluviométrique a le maximum de chances d’être atteint en début et en fin de saison des pluies dans l’ensemble de l’aire d’habitat et pour le Sud et le Sud-Ouest, régions à pluviosité annuelle faible, à l’acmé de la saison humide.

DARNHOFFER (1973e) considère que l'optimum pluviométrique est probablement réalisé dans trois situations synoptiques différentes dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar en saison chaude :

- Les pluies dépressionnaires provenant de la situation VII (selon DUVERGE) quand la zone de convergence intertropicale traverse l'Ile à la latitude de Fianarantsoa ;
- Les pluies convectionnelles (avec composante dynamique) dans les zones de convergence entre la brise de terre et la brise de mer, pendant les situations météorologiques V et VI ;
- Les fronts froids de l'extrême Sud.

La situation VII décrite par DUVERGE est assez fréquente en saison chaude entre décembre et février, possible en mars. Deux cas sont à distinguer :

- Le front (ou zone de convergence) intertropical traverse l'Ile,
- Un front méridional particulièrement actif forme un couloir dépressionnaire sur l'Ile avec frontogénèse. Elle se subdivise en trois variantes.

La situation V correspond à un type de temps de saison chaude caractérisé par la présence d'une dépression semi-permanente dans le Canal de Mozambique, avec un régime anticyclonique. Deux variantes sont décrites.

La situation VI correspond à un régime d'alizé faible avec une dépression active sur le canal de Mozambique.

3. Particularités pluviométriques de chaque année

L'importance de la pluviométrie locale n'a pas échappé à FRAPPA dès 1938. Cet auteur compare la pluviométrie de Betioky avec l'évolution globale des acridiens (tableau 9 de la page suivante).

Il en conclut que la pluviométrie exerce son influence sur l'acridien davantage par la distribution des pluies dans le temps que par la quantité totale de pluie tombée durant une saison déterminée. Or, les éléments de variations sont très nombreux même si l'on fait abstraction des caractéristiques propres à chaque pluie (son importance, sa distribution par rapport à celles qui l'ont précédé ou celles qui la suivent, sa répartition spatiale). A l'échelle mensuelle, les critères les plus importants à considérer pour le Sud et le Sud-Ouest sont les suivants :

- date de première apparition de l'optimum pluviométrique,
- importance et localisation des surfaces concernées par l'optimum pluviométrique,
- enchaînement pluviométrique pendant la saison chaude à la fois dans l'espace et dans le temps,
- nombre de mois en saison chaude où se réalisent des conditions pluviométriques incompatibles avec le développement et la croissance du criquet migrateur (hypersiccité ou hyperhumidité),
- date de dernière apparition en saison chaude de l'optimum pluviométrique et les surfaces concernées.

Si l'on rapproche en plus les facteurs déjà notés pour modifier l'effet des pluies, il devient évident que l'acridien se trouve chaque année devant une combinaison nouvelle de conditions hydriques dont les variations spatio-temporelles sont en grande partie imprévisibles.

Tableau 9 — Pluviométrie mensuelle (en millimètres d'eau) à Betioky et évolution acridienne moyenne, d'après FRAPPA (1938).

Années	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Jan.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Total	Evolution acridienne moyenne
1930-31	57	12	5	192	206	154	34	10	0	670	Développement précoce
1931-32	5	0	35	147	108	86	141	0	9	531	Normal
1932-33	0	0	27	209	572	8	45	19	0	880	Peu favorable
1933-34	19	20	87	108	8	181	84	47	38	592	Plus favorable. Développement précoce
1934-35	9	41	16	41	62	264	25	2	13	473	—
1935-36	0	0	78	91	97	119	64	0	8	457	Normal
1936-37	0	1	37	96	26	17	5	1	0	183	Normal

La preuve concrète de l'amplitude de ces fluctuations du seul point de vue de l'optimum pluviométrique est donnée dans la figure 18 qui rassemble 420 mois successifs (janvier 1938 à décembre 1972) dans le Sud et le Sud-Ouest. Ces cartes sont des expressions simplifiées des cartes isohyètes établies par DARNHOFER (1973e). L'importance relative des centres d'action sur la circulation des masses d'air amène la réalisation en proportion différente chaque année des types de pluies (par convection, dépressionnaires (pluie d'ascendance orographique, synoptique, pluie d'invasion d'une masse d'air froid), de mélange ainsi que des brouillards et rosées).

L'année moyenne a donc une signification relative en climat semi-aride et aride. Il n'y a pas une année parmi les 35 examinées qui s'apparente de très près au schéma le plus probable d'évolution pluviométrique. Cependant, il faut reconnaître que le déplacement de l'optimum pluviométrique a lieu très généralement de l'intérieur des terres vers la côte en début de saison des pluies et inversement ensuite. Cette remarque permet de conclure que chaque année présente une grande originalité pluviométrique mais que celle-ci doit être considérée comme une variante des gradients pluviométriques assez stables.

Pendant les 35 dernières années, deux départs d'invasion furent observés, l'un en 1938-41 ; l'autre en 1960-61. La première invasion a duré jusqu'en 1957, la seconde s'est arrêtée en 1962. Depuis, des débuts de grégarisation d'importance variable sont observés à chaque saison des pluies, mais l'absence d'essaim fait considérer la période comme étant de rémission. Par suite de la diversité des conditions bioclimatiques ayant eu lieu pendant l'invasion ou pendant la période de rémission, il est probable que les circonstances pluviométriques qui doivent être réalisées conjointement avec d'autres circonstances bioécologiques sont très particulières. C'est pourquoi une attention toute spéciale doit être portée au déplacement exceptionnel de l'optimum pluviométrique certaines années ou pendant plusieurs années consécutives. L'étude de ces situations sera effectuée plus loin.

C. CLASSIFICATION DES REGIONS NATURELLES PAR RAPPORT AU CRIQUET MIGRATEUR

Toutes les régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest décrites par DURANTON (1973) ne sont pas équivalentes pour le criquet migrateur à cause de leur valeur potentielle intrinsèque (type de formations végétales — accessibilité) et du facteur pluviométrique dont les variations sont très importantes d'une année à l'autre. La possibilité d'un nouveau classement des régions naturelles par rapport au criquet migrateur sera examinée en référence aux 35 années d'archives pluviométriques disponibles. Trois aspects seront successivement considérés : les classifications anciennes les plus intéressantes du point de vue de cette étude, le principe de la nouvelle classification et la description des principales aires acridiennes ainsi mises en évidence.

1. Généralités

Les classifications proposées par divers auteurs de 1930 à 1973 sont de deux types : l'un est fondé sur des caractéristiques climatologiques, l'autre sur des considérations acridiennes. La figure 19 résume schématiquement les principales nomenclatures pour faciliter les comparaisons que l'on est amené à faire par la suite.

a. Classifications climatologiques

La classification la plus simple est déduite des isohyètes annuelles (RAVET, 1948). C'est d'après elle que DESCAMPS et WINTREBERT (1966), en ajoutant de nombreux éléments zoogéographiques, distinguent dans l'aire d'habitat :

- Le Nord-Ouest et le Centre compris entre 1000 et 2000 mm ;
- Le Sud-Ouest et le Centre-Sud entre 500 et 1000 mm ;
- Le Sud - Sud-Ouest en dessous de 500 mm.

RIQUIER (in BATTISTINI, 1964), puis DUFURNET (1972) et MULLER (1973) ont précisé les types climatiques en étudiant respectivement l'indice de THORNTHWAITE, les précipitations annuelles, l'altitude et les températures moyennes et enfin les caractéristiques pluviométriques des principales zones du Sud et du Sud-Ouest.

Nous insisterons sur la classification la plus récente, celle de DARNHOFER (1973a) fondée sur l'étude de la nature et de l'origine des précipitations car elle présente beaucoup d'intérêt pour l'étude du criquet migrateur. Elle a le mérite de souligner le caractère hétérogène (mosaïque) du Sud-Ouest en montrant que l'on peut y distinguer un grand nombre de zones pluviométriques (figure 20) qui se superposent à de nombreuses unités infrarégionales et régionales (DURANTON, 1973). Les principaux caractères de chacune de ces zones sont les suivants :

Ia. 1000 mm/an : frontière entre le climat humide de la côte Est et le Sud-Ouest semi-aride. Précipitations essentiellement dues à des effets d'ascendance orographique lors des alizés.

Ib. 900 à 1000 mm/an : même origine des précipitations mais les minimas pluviométriques de saison fraîche correspondent à ceux du Sud-Ouest. Précipitations en saison des pluies aussi importantes qu'en Ia.

II. 900 mm/an : transition pluvioclimatique entre les Hauts Plateaux et le Sud-Ouest. 85 % des pluies tombent entre novembre et fin mars. L'Est du plateau de l'Horombe bénéficie des effets d'ascendance orographique dûs à la crête principale lors des alizés actifs. L'Ouest du plateau est soumis à l'influence orographique du massif de l'Isalo et aux développements dépressionnaires de l'Ouest de Madagascar.

III. 700 - 800 mm à 500 - 600 mm/an : diminution rapide de la hauteur annuelle des pluies du Nord-Est et du Sud-Ouest. Deuxième zone de transition entre l'Est et l'Ouest. Probablement limite de la zone d'influence des dépressions sur l'Ouest de Madagascar et du régime des alizés sur l'extrême-Sud. Précipitations parfois très fortes à la suite de la zone de convergence qui en résulte.

IV. 750 - 800 mm/an : zone homogène, absence presque totale de précipitations en saison sèche. Se trouve au Sud-Ouest de la dépression thermique sur la partie Est du canal de Mozambique. Généralement, ce sont des pluies convectionnelles, dépressionnaires. Système de vents locaux, favorisé par l'orographie.

Va. : absence presque totale de précipitations en saison sèche. Zone de convergence entre brise de mer et brise de terre. Orages soutenus par des effets d'ascendance dûs au relief du Mikoboka. Bilan hydrique élevé en saison des pluies.

Vb. 500 - 600 mm/an : pluies orageuses en saison chaude le long du front de brise de mer mais moins fréquentes et moins abondantes. Diminution de la hauteur des pluies du Nord au Sud. Possibilité de subir l'influence du front froid venant du Sud — Sud-Ouest amenant des chutes de pluies en dehors de la saison chaude.

Vc. 400 - 500 mm/an : la brise de mer et le front qui en dépend subissent plus souvent l'influence des alizés du Sud-Est. Faible action de la brise de mer vers l'intérieur des terres. Précipitations d'origine dépressionnaire frontale plus importantes. Moyenne des précipitations de saison sèche plus élevée que Va et Vb. Apparition d'un deuxième maximum de précipitation en mai ou juin. Augmentation des précipitations d'Ouest en Est.

Vla. 400 - 500 mm/an : pluies d'origine dépressionnaire. Influence presque permanente de la brise de mer qui empêche la formation des nuages de type *cumulus nimbus* à proximité de la côte.

Vlb. 350 - 400 mm/an : pluies de type dépressionnaire frontal, la brise de mer ne contribue à la formation des précipitations que vers l'intérieur.

Figure 18 : Variations du déplacement spatio-temporel de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur malgache dans le Sud et le Sud-Ouest de 1938 à 1972.



Figure 18 : Variations du déplacement spatio-temporel de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur malgache dans le Sud et le Sud-Ouest de 1938 à 1972.



Figure 18 : Variations du déplacement spatio-temporel de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur malgache dans le Sud et le Sud-Ouest de 1938 à 1972.



Figure 18 : Variations du déplacement spatio-temporel de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur malgache dans le Sud et le Sud-Ouest de 1938 à 1972.

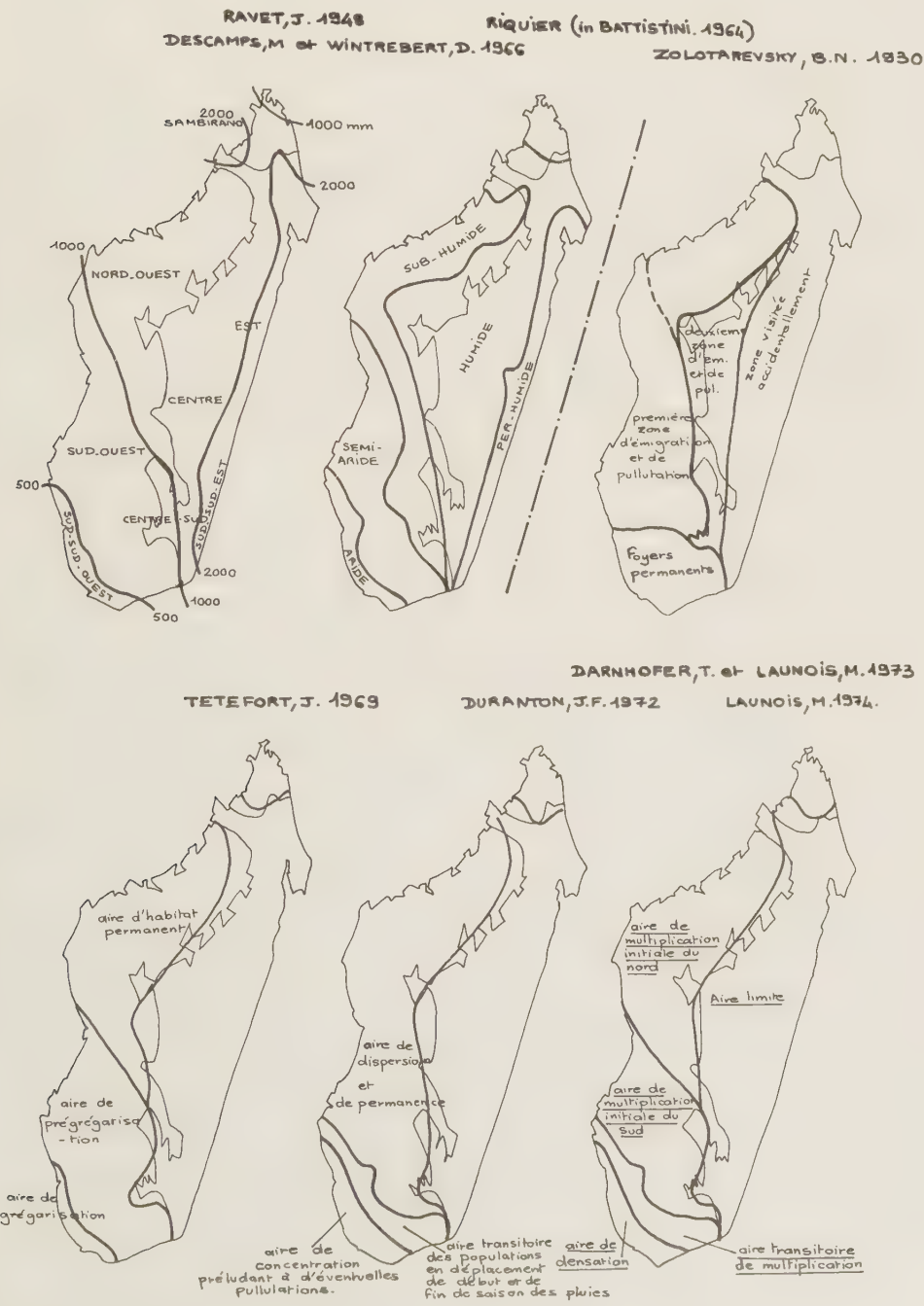
b.



Figure 18 : Variations du déplacement spatio-temporel de l'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur malgache dans le Sud et le Sud-Ouest de 1938 à 1972.

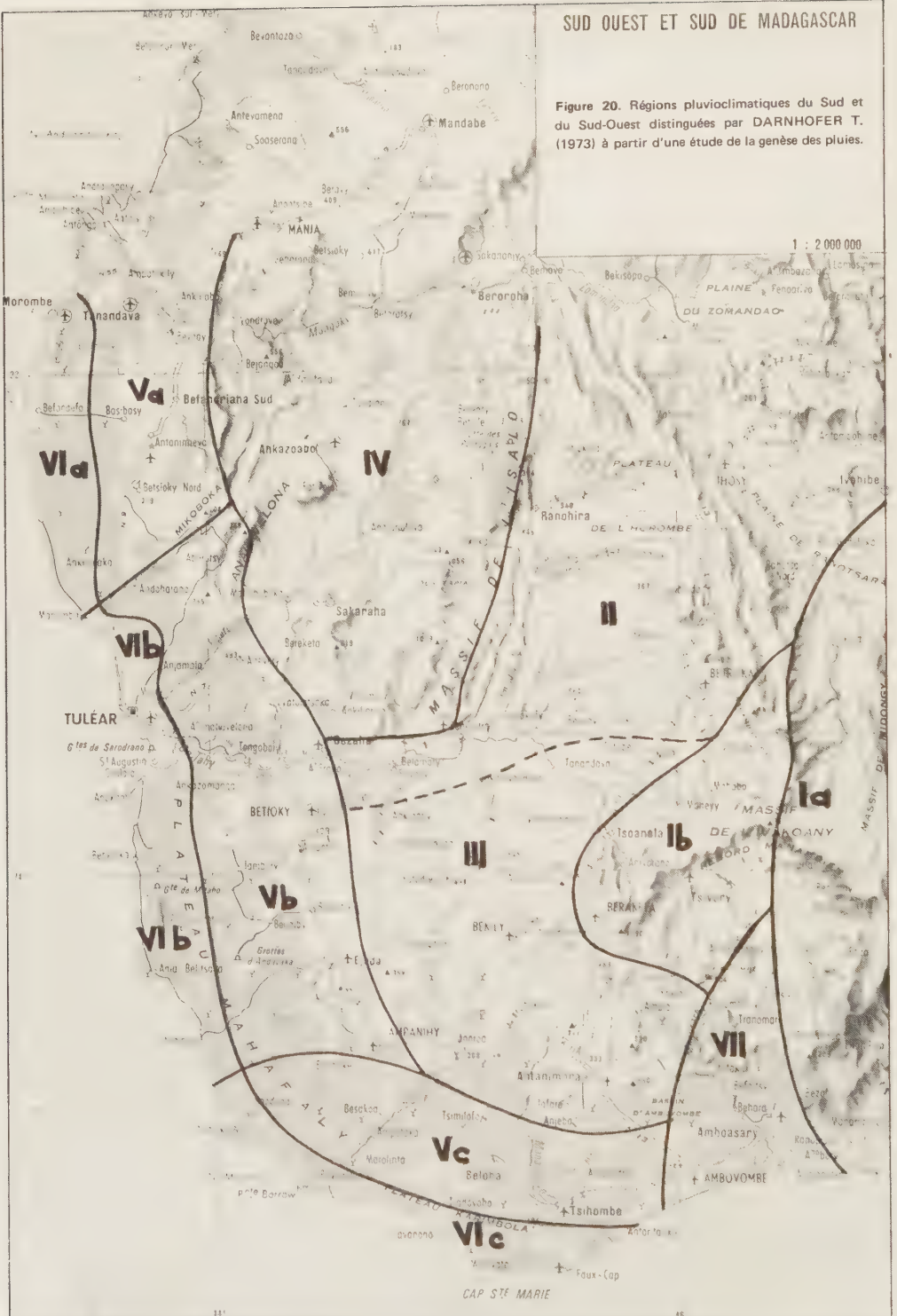


Figure 19 : Comparaison des principales classifications des ensembles régionaux de Madagascar par rapport au criquet migrateur.



SUD OUEST ET SUD DE MADAGASCAR

Figure 20. Régions pluvioclimatiques du Sud et du Sud-Ouest distinguées par DARNHOFFER T. (1973) à partir d'une étude de la genèse des pluies.



Vlc. 350 - 400 mm/an : même quantité de pluie qu'en Vlb mais apparition d'un deuxième maximum pluviométrique au mois de mai. Meilleure répartition des pluies au cours de l'année due aux dépressions frontales venant du Sud-Ouest.

VII. 600 mm/an : zone de transition entre le Sud-Ouest aride et le Sud-Est humide. Isohyètes très resserrés. Maximum pluviométrique principal en janvier et maximum secondaire en mai. Précipitations de saison sèche dues sans doute à l'influence orographique au moment des alizés actifs.

De cette classification sommaire, il ressort :

- l'existence de gradients pluviométriques complexes dûs à la pluralité des centres d'actions sur l'évolution des masses d'air,
- la diminution pluviométrique générale de l'intérieur des terres vers la côte selon une progression à peu près parallèle à celle-ci.

b. Classifications en rapport avec le criquet migrateur

ZOLOTAREVSKY (1930) distingue quatre zones acridiennes à Madagascar :

- Une zone de « foyers permanents » au Sud du fleuve Onilahy. D'après UVAROV (1928) les foyers permanents sont des « lieux où l'espèce reste en permanence et d'où elle entreprend ses migrations dans les années de développement en masse ».
- Une première zone d'émigration et de pullulation : Sud-Ouest et Ouest.
- Une deuxième zone d'émigration : partie occidentale du Centre de l'Ile.
- Une zone visitée accidentellement par les criquets : montagnes du Centre, parties boisées de la côte Est.

TETEFORT (1969) décrit trois aires dont les divisions correspondent approximativement aux limites des climats définis par RIQUIER (in BATTISTINI, 1964).

- Une aire d'habitat permanent (type climatique subhumide et semi-aride).
- Une aire de multiplication et de prégrégation (type climatique semi-aride).
- Une aire de grégation (type climatique aride).

Ces deux premières classifications présentent l'inconvénient de ne pouvoir être utilisées qu'en cas de départ d'invasion généralisée puisqu'elles sont fondées sur la description d'un évènement particulier : la grégation.

DURANTON (1972) a bien compris ce problème en proposant pour le Sud et le Sud-Ouest de regrouper la grande diversité des biotopes en trois ensembles écologiques décrits par rapport à des évènements acridiens généraux :

- Une aire de permanence et de dispersion.
- Une aire transitoire des populations en déplacement de début et de fin de saison des pluies.
- Une aire de concentration préluant à d'éventuelles pullulations.

La dernière classification proposée est celle de DARNHOFER et LAUNOIS M. (1974) établie à partir de la notion d'optimum pluviométrique mensuel du criquet migrateur. C'est elle qui

va être examinée à présent. Elle a été légèrement modifiée pour tenir compte de résultats récents.

2. Principe de la nouvelle classification

A plusieurs reprises, il a été démontré que la réalisation de l'optimum pluviométrique mensuel (50 à 100 (150) mm) est un très bon critère pour localiser les conditions les plus favorables au développement de criquet migrateur. En conséquence, le classement des régions naturelles doit tenir compte de la probabilité d'apparition de ce bilan pluviométrique, les autres précipitations étant considérées en fonction de ce qu'elles représentent le plus souvent pour l'acridien selon l'échelle de valeur déjà définie.

Les cartes isohyètes mensuelles dressées par DARNHOFER (1973a) de 1938 à 1972 sont dépouillées en fonction de chaque région naturelle décrite par DURANTON (1973) dans le Sud et le Sud-Ouest malgache. La réalisation de l'optimum pluviométrique est considérée sous deux aspects différents pour caractériser chaque région naturelle :

- Le nombre de mois parmi 420 mois consécutifs d'observations où la pluviométrie est comprise entre 0 à 10 mm, 10 à 30 mm, 30 à 50 mm, **50 à 150 mm**, 150 à 200 mm, et supérieure à 250 mm. Il est exprimé en pourcentage dans le tableau 10 et en fréquence absolue dans la figure 21.
- Le nombre de mois où l'optimum pluviométrique (50 - 100 (150) mm) est réalisé pour chaque mois de l'année (35 observations) exprimé en pourcentage dans le tableau 11 et en fréquence absolue dans la figure 22. Par exemple : 15 mois d'octobre sur 35 mois d'octobre cumulés sont caractérisés par une pluviométrie mensuelle de 50 à 150 mm sur l'Est-Horombe.

Le tableau 10 montre le profil pluviométrique moyen de chaque région naturelle et permet de connaître la probabilité d'observer des conditions trop sèches, favorables ou trop humides pour l'acridien. Par suite de la complexité des gradients pluviométriques dans le Sud et le Sud-Ouest, il est difficile de classer ces régions entre elles autrement que vis-à-vis d'un seul élément : le nombre de mois cumulant 50 à 150 mm d'eau par exemple. On observe que l'optimum pluviométrique 50 - 100 (150) mm est au mieux réalisé pendant le tiers de l'année vers l'intérieur des terres. Par conséquent, le criquet migrateur ne peut pas rencontrer l'optimum pluviométrique dans une même région pendant plus d'un mois sur trois. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de la côte Sud — Sud-Ouest, la probabilité d'apparition de l'optimum pluviométrique diminue de moitié. La permanence de l'espèce semble donc avoir deux fois plus de chance d'être assurée dans l'intérieur des terres que vers la côte. Nous reviendrons sur cette hypothèse dans le chapitre suivant.

En reportant les données brutes sur une carte (figure 21) plusieurs remarques complémentaires peuvent être faites :

- La probabilité de diminution des effectifs par excès de sécheresse augmente au fur et à mesure que l'on se rapproche de la côte, il en va inversement pour l'excès d'humidité à ceci près qu'au nord, les saisons plus contrastées et les précipitations plus abondantes (climat tropical) favorisent l'apparition en saison humide de conditions hyperhumides et en saison sèche de conditions hyperxériques.
- Le criquet migrateur ne peut découvrir nulle part dans le Sud et le Sud-Ouest de zones pluviométriquement favorables à son développement pendant la plus grande période de l'année. Son aptitude au vol apparaît être une faculté de survie dans un milieu instable comme pour le criquet migrateur africain (DESCAMPS, 1962).
- Une première classification des régions naturelles est possible en distinguant quatre classes d'après la proportion de mois où l'optimum pluviométrique est réalisé par

Tableau 10 : Classement pluviométrique des régions naturelles en fonction du pourcentage des mois (janvier 1938 à décembre 1972) réalisant des pluviométries écologiquement significatives pour le criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest.

	← excès de sécheresse			O.P. 50-100(150)	excès d'humidité →	
	INCOMPATIBLE	RAREMENT	COMPATIBLE	FAVORABLE	PEU	RAREMENT
	0-10 mm	COMPATIBLE 10-30 mm	30-50 mm	50-150 mm	COMPATIBLE 150-250 mm	COMPATIBLE >250 mm
Cirque Manambien	24	19	12	32 %	10	3
Plaine côtière Antandroy	19	31	16	31	3	0
Est Horombe	31	14	8	30	11	6
Centre Sud Horombe	31	15	10	28	12	4
N.E Békily-Fotadrevo	26	27	6	28	9	4
S.O Békily-Fotadrevo	34	19	12	27	7	1
Piedmont Isalo	33	17	9	27	11	3
Centre Békily-Fotadrevo	34	20	9	27	8	2
Plaine Andranomafany	39	16	6	26	10	3
Ouest Horombe	31	18	10	26	11	4
Sakaraha	34	19	8	26	9	4
Nord Horombe	34	17	7	25	13	4
Vallée Taheza	35	20	9	25	9	2
Plateau Andranovory	39	20	7	24	9	1
Plateau Tandrano	37	17	6	24	12	4
Vallée Sakondry	35	21	9	24	9	2
Plaine Berenty	38	14	7	24	11	6
Plaine Befandriana	43	13	6	23	9	6
Clairières Mahafaly	35	29	10	23	3	0
Analavelona, Mikoboka	38	19	9	22	8	4
Plateau de Bétioky	36	21	10	22	8	3
Manja	43	13	7	21	12	4
Delta du Mangoky	50	13	5	21	7	4
Plaine du Zomandao	41	14	6	21	13	5
Ankazomanga	40	23	12	21	4	0
Delta Fiharanana	49	19	9	20	2	1
Depression de Beloha	33	26	17	20	4	0
Plaine côtière Mahafaly-N	45	25	9	20	1	0
Plaine côtière Mahafaly-S	39	28	13	19	1	0
Plaine de Tsitondraina	40	13	7	18	14	8
Plateau Bevary	43	20	10	17	8	2
Plaine côtière Karimbolo	33	37	12	17	1	0
Basse vallée Manombo	49	19	8	16	6	2
Morombe	55	15	6	15	5	4

Figure 21 : Répartition de la pluviométrie mensuelle des 35 dernières années en fonction de leur valeur écologique la plus probable pour le criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest.

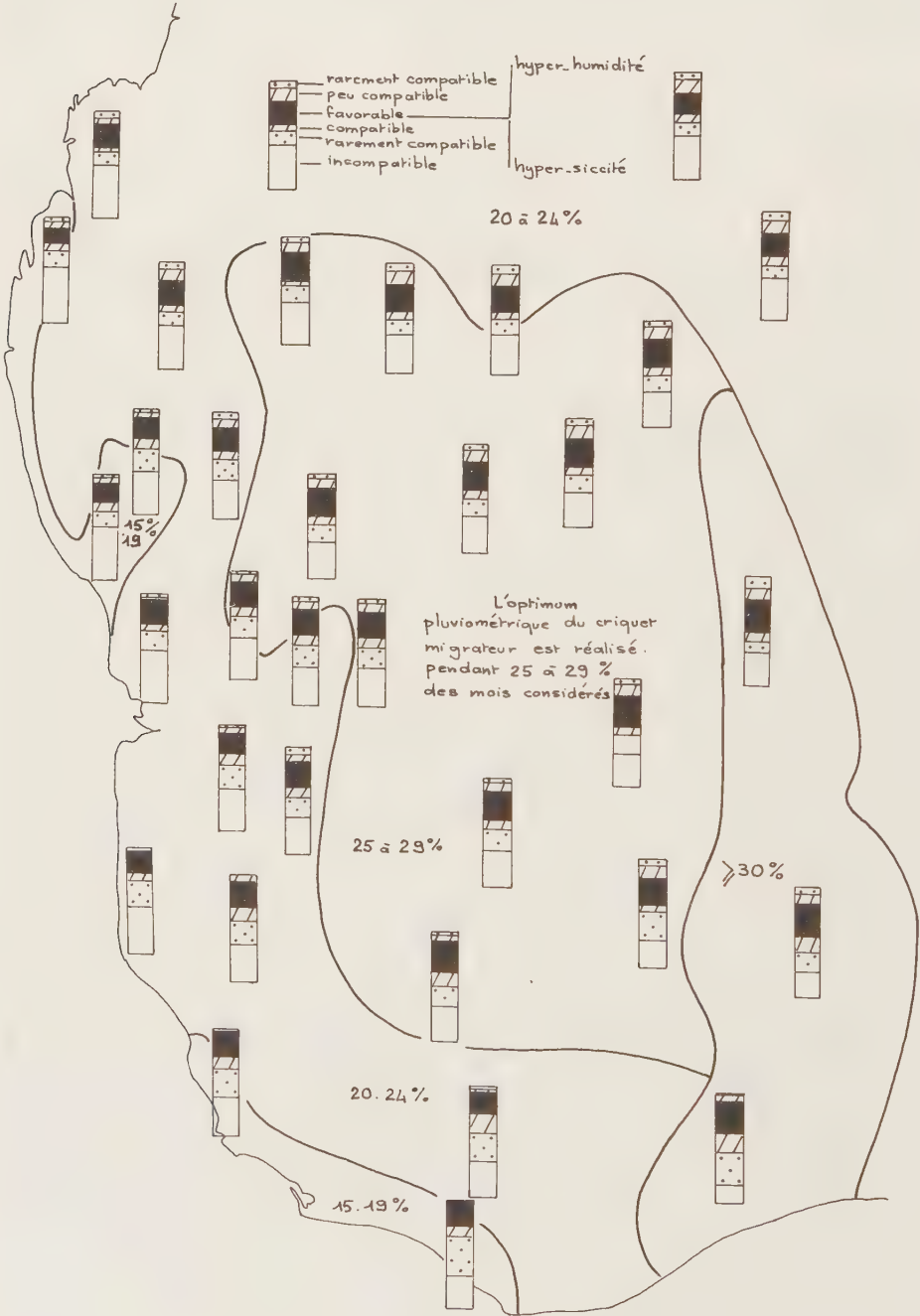


Tableau 11 : Évolution mensuelle de la probabilité d'apparition de l'optimum pluviométrique 50 à 100 (150) mm (expression en pourcentage) de 1938 à 1972 en fonction des principales régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest.

Les pourcentages supérieurs à 50 % sont encadrés.

Régions naturelles	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	AIRE
Est - Horombe	43	77	28	40	63	63	28	3	6	0	6	6	AIRE DE MULTIPLICATION INITIALE
Ouest - Horombe	37	71	34	28	54	74	17	6	0	0	0	3	
Centre - Sud Horombe	34	77	26	28	63	68	20	6	3	0	3	3	
N.E Békily. Fotadrevo	28	69	26	40	49	54	23	6	6	3	3	17	
Plaine de Tsitondroina	26	69	17	17	37	51	6	3	0	0	0	0	
Plaine de Berenty	23	77	23	23	57	77	0	0	0	0	0	3	
Nord - Horombe	23	74	31	37	46	63	14	3	3	3	0	3	
Cirque Manambien	23	74	48	57	54	49	29	11	11	3	3	11	
Piedmont Isalo	23	71	43	37	66	69	3	6	0	0	3	0	
Plateau Tandrano	20	71	37	26	51	69	6	0	3	0	0	3	
Centre Békily. Fotadrevo	20	57	60	37	63	49	11	6	6	0	3	3	AIRE DE TRANSMISSION
Sakaraha	20	57	49	40	54	66	6	3	3	0	3	0	
Plaine Andranomafano	17	71	51	34	51	69	9	3	3	0	3	0	
Plaine Zomandao	17	69	14	29	51	63	6	0	0	0	0	0	
Plaine Befandriana	17	51	49	31	49	54	6	9	6	0	0	3	
Manja	14	54	49	23	46	66	6	3	0	0	0	0	
S.O Békily. Fotadrevo	11	69	74	54	51	37	14	3	6	0	3	6	
Plateau Andranovory	11	51	60	57	57	51	3	3	0	0	0	0	
Plateau de Bétioiky	11	37	46	48	51	46	11	0	3	0	3	6	
Massif Analavelona	9	46	60	43	49	57	0	0	0	0	3	0	
Vallée Sakandry	9	51	48	54	57	60	6	0	0	0	3	0	AIRE DE DENSIFICATION
Delta Mangoky	9	26	26	54	46	57	6	3	3	0	0	0	
Vallée Taheza	6	51	54	57	57	63	6	0	0	0	3	0	
Région Ambovombe	11	29	63	57	46	43	20	20	34	20	11	11	
Depression de Beloha	14	11	60	46	40	37	3	9	14	6	0	9	
Delta du Fihernana	11	20	54	57	34	37	9	11	6	0	3	0	
Plateau de Bevary	9	23	51	51	46	26	0	4	0	0	0	0	
Vallée Manombo	6	17	46	51	31	29	3	6	3	0	3	3	
Clairières Mahafaly	6	23	66	66	60	31	9	3	3	0	3	6	
Ankazomanga	6	20	63	74	57	34	3	0	0	0	3	6	
Plaine côtière Mahafaly. N	3	9	46	66	46	31	9	14	6	3	0	6	
Plaine côtière Mahafaly. S	6	9	43	49	43	29	11	11	20	3	0	6	
Plaine côtière Karimbolo	6	6	43	37	40	20	9	23	20	9	3	3	
Morombe	0	11	49	46	26	23	11	3	3	0	0	0	

rapport aux 420 mois examinés :

- supérieure à 30 % ;
- compris entre 25 à 29 % (bornes incluses) ;
- compris entre 20 à 24 % ;
- compris entre 15 à 19 %.

Les ensembles régionaux ainsi définis rappellent ceux décrits par DARNHOFFER (1973) sur une base pluvioclimatique.

Le deuxième critère permet une approche plus précise des ensembles de régions naturelles car il tient compte de la période de l'année où l'optimum pluviométrique se réalise : nombre de fois où, pendant les 35 années d'archives météorologiques, l'optimum pluviométrique 50 - 100 (150) mm a été atteint pour chaque mois particulier de l'année. En début de saison chaude (octobre), l'optimum pluviométrique prend une signification très particulière du fait de la capacité de réponse au facteur hydrique, alors maximale, des insectes et de la végétation.

Le tableau 11 récapitule l'ensemble des résultats. Les 35 années étudiées représentent la durée la plus longue à partir de laquelle pouvait être mise au point une classification pluviométrique des régions naturelles. Les différentes régions du Sud et du Sud-Ouest sont ordonnées en fonction de la probabilité d'apparition de l'optimum pluviométrique en octobre (début de l'année acridienne : saison chaude et sèche), puis en novembre, selon un ordre décroissant. La classification ainsi obtenue est beaucoup plus homogène que celle effectuée sur la base du premier critère. Elle permet non seulement de mettre en évidence les particularités pluviométriques de chaque région du point de vue de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur, mais encore de les rassembler en grands ensembles écologiques significatifs pour l'acridien.

3. Les grands ensembles des régions naturelles

Si l'on reporte les résultats du tableau 11 sur une carte du Sud-Ouest (figure 22), trois grands types de répartition temporelle de l'optimum pluviométrique apparaissent :

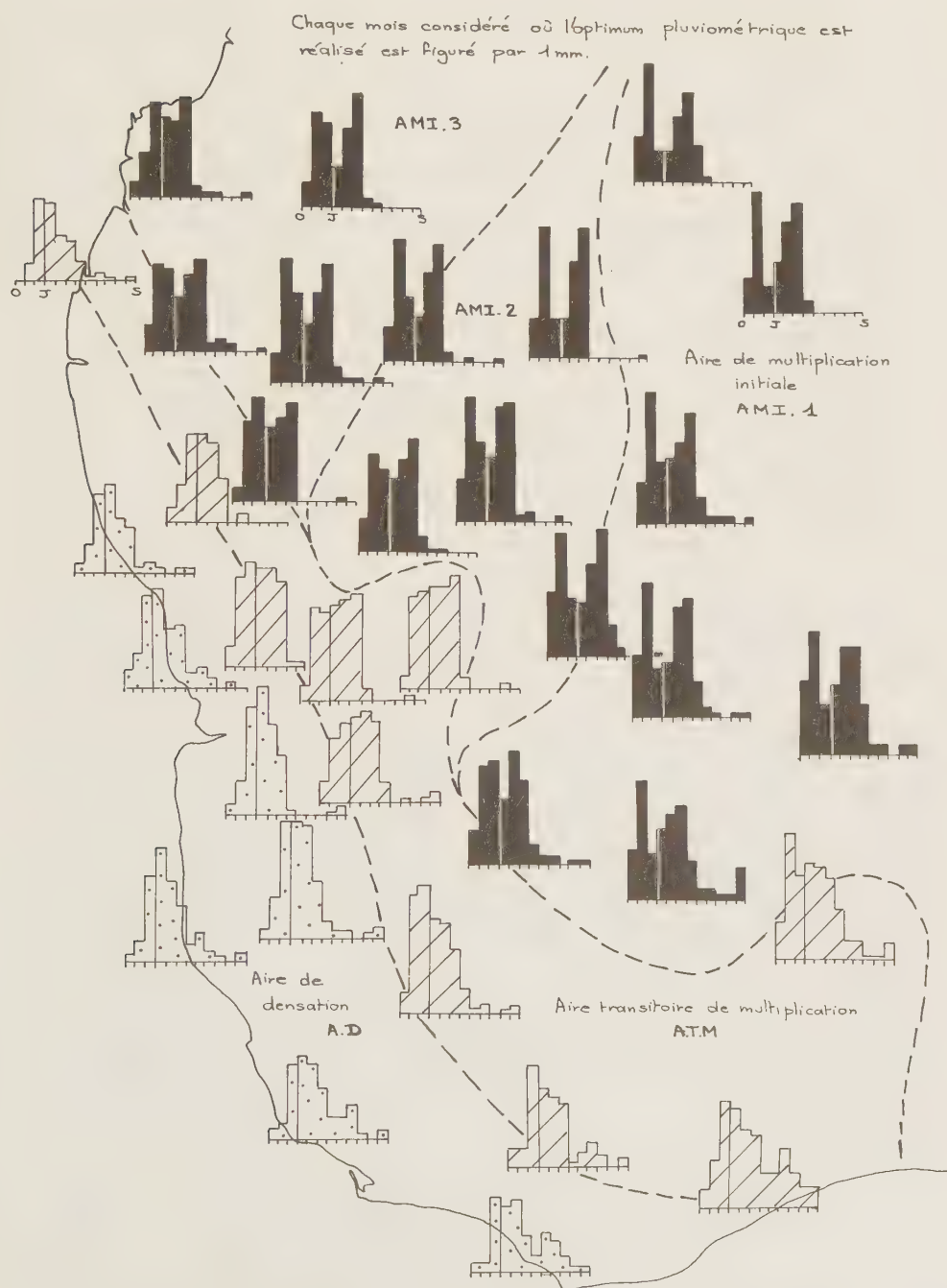
- 1er type : aspect bimodal de la fréquence d'apparition de l'optimum pluviométrique. Avant le premier pic, et après le second, le milieu est généralement trop sec pour l'acridien. Entre les deux, il est trop humide.
- 2e type : aspect unimodal à large distribution.
- 3e type : aspect unimodal à distribution étroite.

Chacun de ces types correspond à un ensemble de régions naturelles.

Pour le premier ensemble, l'apparition de l'optimum pluviométrique en octobre est plus probable que partout ailleurs bien qu'elle varie d'un facteur 3 en fonction de différentes régions naturelles qui le composent. C'est pourquoi, trois sous-ensembles sont distingués :

- le premier concerne (carte en annexe 2) :
 - le plateau de l'Horombe,
 - le Nord-Est de la péninsule de Bekily-Fotadrevo,
 - la plaine de Tsitondroina,
 - la plaine de Berenty,
 - le Cirque Manambien ;
- le second :
 - le piedmont de l'Isalo,
 - la plaine de Tandrano,
 - la région de Sakaraha,
 - la zone médiane de Bekily-Fotadrevo ;

Figure 22 : Évolution mensuelle de la fréquence d'apparition de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur de 1938 à 1972 dans les principales régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest et reconnaissance des aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude.



- le troisième :
 - la plaine de Befandriana,
 - les régions de Manja-Mandabe.

Ces trois sous-ensembles ont des limites naturelles d'ordre géomorphologique :

- le premier est compris entre les montagnes de l'Est et le massif de l'Isalo,
- le deuxième se situe entre le massif de l'Isalo et le complexe montagneux de l'Analavelona et du Mikoboka,
- le troisième s'étend de l'Analavelona-Mikoboka à la côte.

La distinction peut être difficile dans le détail en raison des causes fort diverses des pluies.

Le deuxième ensemble est relativement plus homogène. On y trouve :

- le Sud-Ouest de la péninsule de Bekily-Fotadrevo,
- le plateau d'Andranovory,
- le plateau de Betioky,
- une partie du massif de l'Analavelona,
- les vallées de la Sakondry et de la Taheza.

Le troisième ensemble est plus varié. Il concerne surtout le Sud - Sud-Ouest :

- une partie du pays Antandroy,
- la dépression de Beloha,
- les deltas du Fiherenana, de la Manombo et du Mangoky,
- les clairières du plateau Mahafaly,
- les plaines côtières Mahafaly et Karimbolo.

L'optimum pluviométrique se réalise généralement plus tardivement et moins fréquemment qu'ailleurs. Le nombre de mois où il peut apparaître est aussi limité à l'acmé de la saison des pluies bien qu'au sud de la Linta en direction de l'est, une deuxième saison des pluies en mai et juin puisse permettre l'apparition de l'optimum pluviométrique certaines années.

Les caractéristiques générales des trois principaux ensembles distingués dans le Sud et le Sud-Ouest par rapport à la probabilité mensuelle d'apparition de l'optimum pluviométrique sont représentées globalement dans la figure 23. Elles apparaissent très différentes, même en intégrant toutes les différences régionales. Pour se maintenir dans des conditions pluviométriques favorables, le criquet migrateur ne dispose donc pas d'autres possibilités que de suivre le déplacement de cet optimum, c'est-à-dire coloniser successivement ces trois ensembles en direction de la côte de novembre à décembre-janvier et vers l'intérieur des terres jusqu'en mars, date à partir de laquelle la réalisation de l'optimum pluviométrique devient très aléatoire sauf dans le pays Androy en mai-juin.

Bien caractérisés par rapport à la fréquence d'apparition de l'optimum pluviométrique, les trois ensembles de régions naturelles apparaissent complémentaires pendant la saison des pluies (octobre à avril) pour le criquet migrateur. Les contours sont précisés dans la figure 24 en utilisant les régions naturelles et des sous-ensembles régionaux décrits par DURANTON (1973).

Leur dénomination est délicate pour plusieurs raisons :

- elle doit se faire en fonction de leur signification la plus probable pour le criquet migrateur en période de rémission comme en période d'invasion généralisée ;
- l'irrégularité pluviométrique interannuelle et intermensuelle influe sur l'expression de leur signification potentielle ;

Figure 23 : Évolution mensuelle de la probabilité d'apparition de l'optimum pluviométrique du criquet migrateur pendant une année moyenne dans les trois principales aires acridiennes du Sud et Sud-Ouest.

Probabilité de
réalisation de
l'optimum
pluviométrique .50 à 100 (150) mm

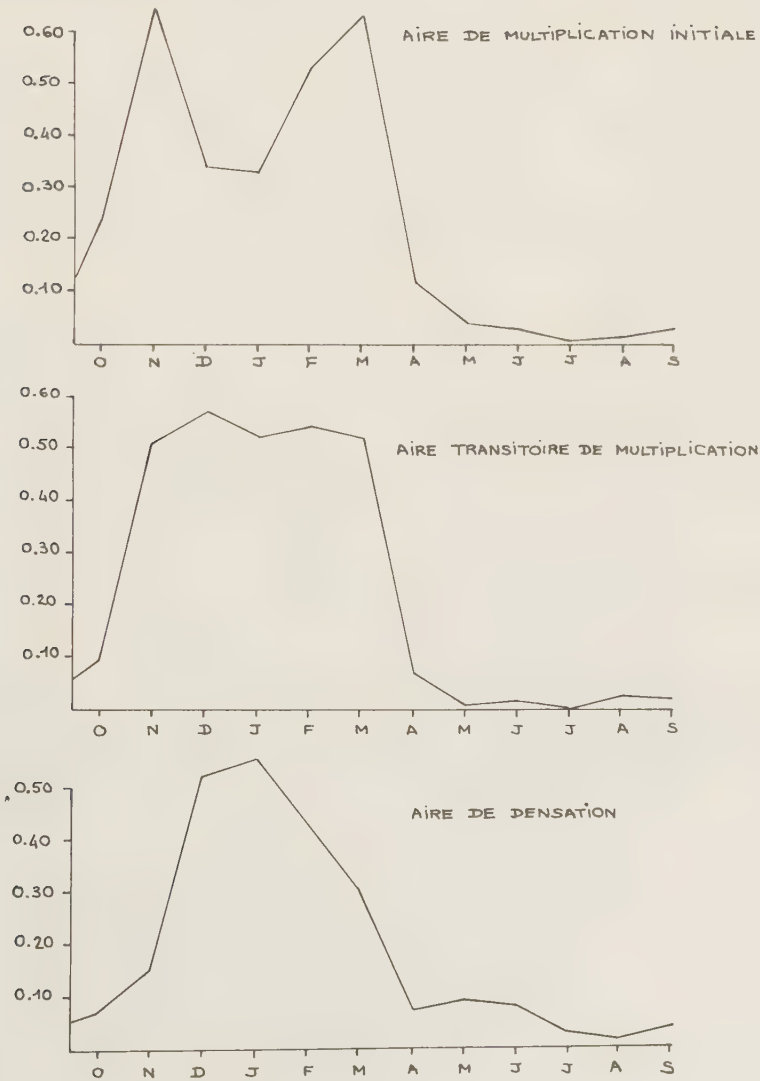


Figure 24 : Situation des acridiennes pluviométriquement complémentaires en saison chaude par rapport aux régions naturelles décrites par DURANTON, J.F. (1973).

Echelle: 1/2 000 000ème



- l'évolution annuelle du criquet migrateur, calquée sur l'évolution pluviométrique est également très irrégulière. Aucune certitude ne peut être obtenue en ce qui concerne la répétition d'un événement acridien sauf s'il est décrit sur une base statistique. Aussi, est-il prudent de s'en tenir à des termes généraux ne tenant compte que des événements les plus fréquents donc les plus probables.

Nous proposons la nomenclature suivante :

– **Aire de multiplication initiale :**

Ensemble de régions où l'optimum pluviométrique a le maximum de chances d'être réalisé en début et en fin de saison des pluies (courbe bimodale, rappel de la figure 23). Le terme «initiale» désigne donc la première possibilité pour l'insecte de se multiplier en saison chaude au début de l'année acridienne. Pour le Sud et le Sud-Ouest, il s'agit de régions situées à l'intérieur des terres, d'une certaine altitude, encadrées de montagnes. Le Nord-Ouest est une aire de multiplication initiale encore plus caractérisée (1er pic en octobre, second pic en avril) que celle du Sud-Ouest.

– **Aire transitoire de multiplication :**

Ensemble de régions où l'optimum pluviométrique a pratiquement la même probabilité mensuelle de se réaliser pendant cinq mois de l'année (courbe unimodale large, rappel de la figure 23). Elles servent, soit de relais aux ailés en début et en fin de saison des pluies, soit de lieux de multiplication estivale. C'est pourquoi, elle est qualifiée de transitoire, la période la plus probable où la multiplication dans cette aire est possible étant complémentaire de celle offerte par l'aire de multiplication initiale.

– **Aire de densation :**

Ensemble de régions où l'optimum pluviométrique ne se réalise fréquemment que deux mois de l'année, en décembre et janvier au milieu de la saison humide (courbe unimodale étroite, rappel de la figure 23). La densation (PASQUIER, 1950) désigne un phénomène d'accroissement de la densité de population soit par augmentation des effectifs, soit par restriction des surfaces colonisables. Les deux aspects interviennent conjointement à Madagascar. Ce terme est préféré à celui d'«accumulation des ailés et de grégarisation primaire» employé précédemment (DARNHOFER et LAUNOIS M., 1973) qui s'appuyait trop sur la désignation d'un événement aléatoire : la grégarisation.

Ces aires font partie de l'aire de dispersion du criquet migrateur auxquelles s'ajoutent toutes les régions irrégulièrement colonisées ou très faiblement peuplées par l'acridien dans l'ensemble de l'Ile (aires limites : Nord-Est de l'Ile, plaine littorale Sud-Est, montagnes du Centre).

La désignation de ces ensembles de régions naturelles repose sur les événements acridiens les plus probables. Il n'est pas exclu que quelques régions de l'aire de densation fonctionnent aussi comme aire de multiplication initiale certaines années. De même, la distinction entre l'aire de multiplication initiale et l'aire transitoire de multiplication est parfois difficile. Elles n'en possèdent pas moins chacune des caractéristiques très différentes.

4. Description des aires acridiennes

Ainsi, l'aire de dispersion du criquet migrateur renferme principalement trois aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude :

- l'aire de multiplication initiale,
- l'aire transitoire de multiplication,
- l'aire de densation.

Elles sont toutes les trois représentées dans le Sud et le Sud-Ouest. Elles vont être caractérisées sur la base des critères suivants :

- la superficie concernée,
- l'importance relative des différentes formations végétales présentes (tableau 12),

Tableau 12 : Caractères généraux du couvert végétal sur les trois aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude pour le criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest.

L'importance relative des différentes formations végétales est indiquée en pourcentage.

Aires pluviométriquement complémentaires	Surface totale en hectares	Sol nu %	Formations ligneuses %	Formations mixtes %	Formations herbueuses %	Formations rudéralisées %	Formations à faible recouvrement	Zones colonisables par le criquet migrateur
AIRE DE MULTIPLICATION INITIALE	6.832.000	6	14	11	49	5	15	52,5% soit 3.590.000 h.
AIRE TRANSITOIRE DE MULTIPLICATION	2.050.000	6	28	20	22	16	8	41,8% soit 857.000 h.
AIRE DE DENSATION	2.069.000	2	68	9	12	8	1	17,7% soit 366.000 h.
	10.951.000							

- la distribution des surfaces colonisables en milieux hyperxérotrophes, xérotrophes, mésotrophes, hygrotrophes, hyperhygrotrophes en saison sèche, à l'acmé de la saison des pluies et en cas de réalisation de l'optimum pluviométrique (DURANTON et LAUNOIS M., 1973) et DURANTON, (1973) dans chacune d'elles (tableau 13),
- l'aspect des formations herbacées colonisées par le criquet migrateur,
- le caractère ouvert ou fermé des stations acridiennes,
- le potentiel évolutif de la végétation en fonction de la pluviométrie.

Pour la description particulière de chacune des régions naturelles, les travaux écobotaniques de DURANTON (1973) constituent la référence la plus importante.

a. Aire de multiplication initiale

Dans le seul Sud-Ouest, non compris les régions situées au nord du Mangoky, l'aire de multiplication initiale a une superficie de plus de 6.800.000 hectares.

Les formations herbeuses occupent à peu près la moitié de la surface, ce qui est très remarquable par rapport aux formations ligneuses et mixtes. La rudéralisation est faible (tableau 12). Les zones colonisables par le criquet migrateur représentent au moins 53 % de la surface totale. L'évolution des superficies en fonction du degré d'hygrotrophie caractérisé par les associations végétales, et de l'amplitude des variations maximales des milieux pouvant se présenter en cas d'extrême sécheresse (S.S.) d'extrême humidité (M.P.) ou de réalisation de l'optimum pluviométrique (O.P.) montre l'importance des surfaces mésophiles particulièrement attractives pour l'acridien dans cette aire (tableau 13).

En général, le tapis végétal herbacé est formé de savanes et de steppes souvent hautes ou moyennes, de recouvrement global assez dense. Les stations acridiennes sont le plus fréquemment de type ouvert, sauf dans certaines zones rudéralisées d'importance faible (5 %). Elles sont limitées dans l'espace par le facteur hydrique qui agit saisonnièrement sur l'expansion ou la rétraction des surfaces potentiellement colonisables par l'acridien, le plus souvent organisées à partir d'un réseau hydrographique superficiel. D'après DURANTON (1974, communication personnelle), l'interprétation des observations sur l'état de la végétation effectuées par le Service de Surveillance Antiacridienne entre 1965 et 1972, révèle que le cycle biologique des espèces végétales est assez régulier d'une année à l'autre. La période de vie active (floraison, fructification) est à peu près égale à celle de vie ralentie. Les mois de transition sont novembre et juin. Deux mois après la réalisation de l'optimum pluviométrique (il marque en général le début de la saison pluvieuse), la végétation est en pleine phase de reproduction. Les précipitations tardives sont sans effets notables sur la végétation car les espèces vivaces sont très nombreuses et le déterminisme de leurs cycles est typiquement d'ordre climatique. Ces considérations ont un rapport direct avec l'acridien : la stabilité de réponse de la végétation par rapport aux conditions environnementales lui assure une certaine sécurité, ne serait-ce que du point de vue alimentaire, en comparaison à d'autres régions de valeurs écologiques plus instables d'une saison des pluies à la suivante.

En définitive, l'aire de multiplication initiale présente des caractères de pluviométrie et de végétation tels que la persistance d'une fraction des populations acridiennes est plus facile qu'ailleurs. On comprend mieux pourquoi les auteurs précédents ont parlé d'aire d'habitat permanent pour la désigner (figure 19).

b. Aire transitoire de multiplication

Située au sud-ouest de l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication a une surface légèrement supérieure à 2 millions d'hectares.

Les zones colonisables par le criquet migrateur représentent environ 42 % de la surface totale. Par rapport à l'aire précédente (tableau 12), les formations herbeuses sont proportionnellement moins importantes (22 % contre 49 %) par suite d'une augmentation des formations

Tableau 13 : Distribution des surfaces colonisables par le criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest par rapport au facteur hydrique.
 Les surfaces sont exprimées en milliers d'hectares (mh).

Cinq types de milieux sont distingués dans trois situations pluviométriques importantes.
 Abréviations : **XX** hyper xérotrophe.
X xérotrophe
M mésotrophe
H hygrotrrophe
HH hyper hygrotrrophe

SS saison sèche
OP optimum pluviométrique
MP maximum pluviométrique

Aires acridiennes pluviométriquement complémentaires	XX		X		M			H			HH		
	SS		SS		MP	OP	SS	MP	OP	SS	MP	OP	SS
AIRE DE MULTIPLICATION INITIALE 3.590. mh.	113		2776		2402	2552	375	927	650	213	561	388	113
AIRE TRANSITOIRE DE MULTIPLICATION 857. mh.	19		665		524	603	93	191	113	46	142	111	34
AIRE DE DENSATION 366. mh.	3		351		298	323	12	49	33	0	19	10	0
	135		3792		2924	3478	480	1167	826	259	722	509	147

ligneuses (28 % contre 14 %) et des formations mixtes (20 % contre 11 %). La rudéralisation y est aussi relativement plus intense. Les surfaces mésotrophes mises en évidence en cas de réalisation de l'optimum pluviométrique (tableau 13) sont 4 fois moins importantes que dans l'aire de multiplication initiale. Il s'ensuit que la diminution des surfaces colonisables est renforcée sur cette aire par celle des surfaces potentiellement les plus favorables au développement de l'acridien. La hauteur moyenne de la végétation diminue. Les steppes basses, souvent claires, et les pelouses à faible recouvrement dominant. Pour un certain nombre de régions naturelles faisant partie de cette aire, les stations acridiennes tendent à devenir cloisonnées soit par suite de la présence de restes de forêts claires, soit à cause de l'organisation des stations autour de points d'eau : mares temporaires, affleurements de nappe phréatique. La végétation subit une saison sèche plus longue et corrélativement une saison des pluies plus courte que dans l'aire de multiplication initiale. D'après les observations faites de 1965 à 1972, les effets du régime pluviométrique sur la végétation sont très nets. La période de transition entre vie ralentie et vie active commence dès mi-octobre mais la phase active complète ne s'observe jamais avant janvier soit 3 mois après la première apparition probable de l'optimum pluviométrique. DURANTON (1974) estime qu'il faut environ 60 à 70 mm d'eau par mois pour que le cycle biologique des graminées s'accomplisse normalement, ce qui coïncide avec l'optimum pluviométrique du criquet migrateur. Il apparaît donc que le cycle de la végétation est toujours d'ordre climatique mais modulé par les conditions météorologiques. Cette différence avec l'aire de multiplication initiale tient à la plus grande irrégularité pluviométrique à laquelle la végétation est adaptée.

En cas de réalisation d'une pluviométrie suffisante, cette aire permet cependant une très bonne multiplication à cause de l'importance de surfaces rudéralisées ce qui explique la différenciation de milieux très favorables à la reproduction : sol aéré propice à la ponte et à l'incubation des œufs, spectre graminéen très diversifié favorable à la croissance des larves et au fonctionnement ovarien des femelles (LAUNOIS M.H., 1973b) dans les friches, jachères et cultures mal entretenues par l'homme. De plus, l'activité de la végétation étroitement liée aux conditions météorologiques est maximale quand l'optimum pluviométrique est atteint.

c. Aire de densation

L'aire de densation correspond au Sud — Sud-Ouest de l'Ile. Elle a une superficie de plus de 2 millions d'hectares, sensiblement équivalente à celle de l'aire transitoire de multiplication.

La grande différence (tableau 12) tient à l'importance des formations ligneuses (68 % contre 28 %) ce qui réduit les zones colonisables par le criquet migrateur à 18 % de la surface totale. Les formations mixtes et les formations rudéralisées sont proportionnellement moins importantes. Par rapport à l'aire transitoire de multiplication, les zones mésotrophes présentant un maximum d'attractivité vis-à-vis de l'acridien sont presque réduites de moitié. Par rapport à l'aire de multiplication initiale du Sud-Ouest, elles sont 8 fois plus faibles. Le tableau 13 montre en outre que presque tous les milieux sont plus faiblement représentés, surtout les milieux humides. Dans cette aire, la probabilité d'observer une régulation des effectifs par hyperhumidité est très faible. Les pelouses rases sur sols sableux dominent partout à l'exception des clairières du plateau Mahafaly qui sont colonisées par une savane à **Heteropogon contortus**. La présence de cette savane s'explique essentiellement par les qualités pédologiques particulières des sites où on les trouve. Il arrive aussi que les formations végétales basses puissent sous l'effet de pluies exceptionnellement abondantes et persistantes devenir relativement hautes. Ainsi, en février-mars 1961, sur la plaine côtière de l'Extrême-Sud, le **Cenchrus ciliaris** a atteint uniformément plus d'un mètre de haut, ce qui correspond à une production primaire tout à fait inhabituelle (5 fois plus que la moyenne). Les stations acridiennes de type fermé de cette aire sont limitées dans l'espace par des forêts ou des haies car elles sont généralement des clairières, parfois d'origine naturelle (réseau hydrographique fossile), le plus souvent d'origine humaine (défrichement pour des cultures, implantation de haies brise-vent). Elles sont situées dans des régions hostiles pour l'acridien du point de vue des formations végétales.

L'évolution saisonnière de la végétation de 1965 à 1972 est très irrégulière, ce qui se traduit par un allongement apparent des saisons intermédiaires. L'acmé de la période active se situe vers février et mars donc beaucoup plus tard que dans les deux autres aires. Dans la partie méridionale, les pluies mieux réparties au cours de l'année tendent à allonger la période de vie active de la végétation en saison chaude. D'après DURANTON (1973), le déterminisme climatique est supplanté par un déterminisme météorologique qui traduit une adaptation à des conditions pluviométriques très irrégulières. Dans cette aire, la végétation est donc plus apte qu'ailleurs à profiter des pluies faibles. L'optimum pluviométrique prend alors toute son importance, l'entrée en vie active de la végétation étant très dépendante de sa réalisation.

CONCLUSIONS

Pendant sept mois de l'année, l'optimum pluviométrique est réalisé dans l'aire de distribution du criquet migrateur. En début et en fin de saison des pluies, aux mois d'octobre et d'avril, la pluviométrie la plus favorable est observée dans le Nord-Ouest. De novembre à mars, l'optimum pluviométrique est généralement restreint au Sud et au Sud-Ouest de l'Ile. Dans cette zone, il se déplace de l'intérieur des terres vers la côte Sud - Sud-Ouest jusqu'à l'acmé de la saison chaude et pluvieuse, puis en sens inverse. Les surfaces colonisables évoluent beaucoup au cours d'une année moyenne : elles augmentent d'octobre à novembre, se réduisent ensuite jusqu'en février puis augmentent à nouveau en mars et avril sur l'ensemble de Madagascar. De novembre à mars, la progression de l'optimum pluviométrique est régulière, les surfaces concernées étant généralement proches les unes des autres d'un mois au suivant.

Par suite de la complexité des centres d'action agissant sur le régime pluviométrique, les variations interannuelles de réalisation de l'optimum pluviométrique sont très importantes dans le temps et dans l'espace pour le Sud et le Sud-Ouest. Les 35 années étudiées (1938 à 1972) fournissent une bonne représentation de la relativité de la notion d'année moyenne par ailleurs utile pour donner les constantes pluviométriques. Le facteur hydrique est un facteur saisonnier dont l'expression est particulière chaque année. Le criquet migrateur trouve donc à chaque saison chaude une mosaïque nouvelle de milieux inégalement favorables.

Les régions naturelles colonisables par l'acridien peuvent être classées soit par rapport à la pluviométrie, soit par rapport à l'écologie de l'acridien. L'optimum pluviométrique du criquet migrateur est le critère privilégié qui permet de concilier les deux aspects, c'est-à-dire d'une part obtenir un classement objectif fondé sur des caractères quantitatifs, d'autre part d'apprécier la signification écologique la plus probable des ensembles de régions naturelles ainsi définis. L'étude de la probabilité de réalisation de l'optimum pluviométrique nous a conduit à distinguer trois aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude pour le criquet migrateur. La dénomination de chacune d'elles est choisie en fonction de son caractère le plus fondamental indépendamment du problème des phases sur lequel les anciennes classifications ont eu tendance à s'appuyer préférentiellement ce qui limite leur domaine d'application. Trois aires principales dans l'aire de distribution du criquet migrateur sont décrites :

- l'aire de multiplication initiale,
- l'aire transitoire de multiplication,
- l'aire de densation.

Elles sont étudiées séparément en fonction de leurs caractéristiques structurales et de leurs potentialités évolutives saisonnières. Ainsi le milieu dans lequel l'acridien se multiplie est-il bien défini par rapport à la réalisation de son optimum pluviométrique mensuel de développement et de croissance.

III – INFLUENCE DES PRECIPITATIONS SUR L'EVOLUTION DU CRIQUET MIGRATEUR EN PHASE SOLITAIRE

Le développement du criquet migrateur en phase solitaire à Madagascar dépend essentiellement de deux facteurs dont l'importance a déjà été étudiée :

- d'une part, l'acridien est mésohygrophile, c'est-à-dire que l'excès d'humidité comme l'excès de sécheresse nuisent à sa multiplication. Ses plus grandes chances de se trouver dans des conditions hydriques et hygrométriques favorables sont généralement liées à une pluviométrie mensuelle comprise entre 50 et 100 (150) mm d'eau ;
- d'autre part, l'évolution saisonnière de la pluviosité ne lui permet pas de bénéficier localement de cet optimum pluviométrique pendant le temps nécessaire à une reproduction complète (environ 3 mois). Il est fréquent que l'optimum pluviométrique ne se réalise que pendant 1 mois pour une région donnée, généralement au moment de la transition entre une période sèche et une période pluvieuse ou inversement.

La faculté de vol à longue distance peut être considérée comme une adaptation à un milieu dont l'évolution hydrique n'est pas synchrone dans toutes les parties de son aire d'habitat. La dépendance hydrique du criquet migrateur vis-à-vis de son milieu et la connaissance du déplacement spatiotemporel de son optimum pluviométrique permet donc de dégager les principaux caractères de son cycle biologique annuel en phase solitaire dans l'ensemble de l'Ile. Pour le Sud et le Sud-Ouest, une évaluation numérique des populations solitaires découle de l'exploitation des données d'archives disponibles et du recensement des surfaces colonisables par l'acridien dans chaque région naturelle. L'évolution saisonnière des populations en phase solitaire est examinée dans chacune des trois aires acridiennes : l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation, en fonction de l'évolution pluviométrique pendant les huit années consécutives (1965 à 1972) au cours desquelles des observations ont été régulièrement accomplies.

Enfin, la comparaison des différences de comportement des populations solitaires d'une année à l'autre pour une même région naturelle ou pour un ensemble de régions naturelles amène à préciser les conditions pluviométriques favorisant le maintien de la phase solitaire, c'est-à-dire contrariant le passage à la phase grégaire dont l'acridien est capable dans certaines conditions d'environnement (TETEFORT, 1969 et WINTREBERT, 1970).

A. CARACTERES GENERAUX DU CYCLE BIOLOGIQUE DU CRIQUET MIGRATEUR A MADAGASCAR

Chaque année, l'individualisation des générations, le déplacement des ailés, la réussite de chaque reproduction paraissent autant de phénomènes particuliers par suite de l'importance des variations pluviométriques. Toutes les différences interannuelles sont en fait des variantes d'un même schéma général d'évolution saisonnière dont les principales caractéristiques vont être décrites à présent.

1. Individualisation des reproductions

L'individualisation des générations suppose l'établissement d'une filiation sans ambiguïté. Elle est toujours difficile à établir pour des espèces plurivoltines. En ce qui concerne le criquet migrateur, elle est impossible à reconnaître, même par une étude précise des biotopes permanents en raison de plusieurs faits :

- l'hétérogénéité des durées de développements embryonnaire, larvaire et imaginal, très accentuée durant les mois de transition entre la saison chaude et humide et la saison fraîche et sèche, d'autant que les générations se succèdent sans interruption tout au long de l'année.
- l'instabilité des aîlés : le plus grand nombre des aîlés se déplacent en saison chaude comme en saison fraîche. Les populations parentales ont toujours deux origines, l'une locale, l'autre étrangère. Les deux sont d'importances relatives très variables.
- l'évolution non synchrone des biotopes colonisés par le criquet migrateur.

A chaque fois que des pluies efficaces ont lieu en saison chaude, on observe une accélération du développement des populations autochtones, et fréquemment une arrivée d'aîlés allochtones bénéficiant, eux aussi, de conditions écologiques momentanément favorables.

Pour *Locusta migratoria migratorioïdes* (R. et F.) qui est également une sous-espèce pluri-voltine, DESCAMPS (1962) proposa de remplacer le terme de génération par celui de reproduction. TETEFORT et WINTREBERT (1963) ont repris ce terme pour le criquet migrateur malgache.

A Madagascar, le nombre annuel de reproductions le plus fréquent est de 4. TETEFORT et WINTREBERT (1963) distinguent :

- 1 reproduction de saison fraîche : R_1 ;
- 3 reproductions de saison chaude : R_2, R_3, R_4 .

Lorsque la période pluvieuse se prolonge au delà de la date moyenne de fin de saison des pluies ou que l'humidité persiste localement (mares, rizières, affleurements de nappe phréatique), une reproduction supplémentaire s'intercale entre la R_4 et la R_1 . Elle est appelée R_4 bis pour souligner que les conditions permettant son individualisation ressemblent à celles de la R_4 , mais qu'elle reste cependant facultative (LAUNOIS, 1972c). Dans l'Extrême-Sud, l'appellation R_1 bis est mieux adaptée aux conditions locales (LECOQ, 1972b). La reproduction supplémentaire apparaît pendant la saison chaude précédant normalement la saison des pluies.

Par suite du chevauchement des reproductions et surtout du décalage spatio temporel de réalisation de l'optimum pluviométrique, **l'individualisation de chacune de ces reproductions est très différente selon les régions naturelles considérées.** Leurs nombres varient de 3 à 5. Il existe des situations ambiguës où par exemple, une nouvelle reproduction apparaissant simultanément dans deux régions différentes peut être interprétée comme étant une R_2 ou une R_3 d'après l'évolution locale.

Le tableau 14 montre la succession la plus fréquente des reproductions dans chacune des principales aires du criquet migrateur à Madagascar et les reproductions les mieux individualisées. Les pluies agissent comme un facteur écologique synchronisant l'évolution des individus d'une même population. Or, la pluviométrie est tellement particulière dans chaque région de l'île qu'il est possible d'observer des croisements entre individus appartenant à des reproductions différentes. L'appartenance des descendants à une reproduction plutôt qu'à une autre pose alors un problème de nomenclature pratiquement insoluble.

2. Déplacement des aîlés

L'étude du déplacement des aîlés peut se faire globalement en rappelant qu'ils tendent généralement à rejoindre les régions concernées par l'optimum pluviométrique mensuel. Il est donc possible de prévoir la direction générale des mouvements saisonniers les plus probables puisqu'ils sont calqués sur la réalisation d'un intervalle pluviométrique connu : 50 à 100 (150) mm.

Tableau 14 — Succession la plus probable des reproductions du criquet migrateur dans les principales aires acridiennes à Madagascar.

Les reproductions les mieux individualisées sont indiquées par un encadrement.

La reproduction R_1 est à l'origine de l'augmentation saisonnière des effectifs. Mais comme les conditions écologiques ne deviennent généralement favorables qu'à partir du mois d'octobre, celui-ci marque le début de l'année acridienne.

	Aire de multiplication initiale			Aire transitoire de multiplication	Aire de densation
	du Nord	d'altitude	du Sud		
Octobre	R_2	R_1	R_1	R_1	R_1 (R_1 bis)
Novembre	R_2	R_2	R_2	R_1	R_1
Décembre	R_3	R_2	R_2	R_2	$R_1 - R_2$
Janvier	R_3	R_2	R_2	R_2	R_2
Février	R_4	R_3	R_3	R_3	$R_2 - R_3$
Mars	R_4	R_3	$R_3 - R_4$	R_3	R_3
Avril	R_5	R_3	R_4	$R_3 - R_4$	$R_3 - R_4$
Mai	R_5	$R_3 - R_1$	R_4	R_4	R_4
Juin	R_1	R_1	R_1	R_4	R_1
Juillet	R_1	R_1	R_1	$R_4 - R_1$ (R_4 bis)	R_1
Août	R_1	R_1	R_1	R_1	R_1
Septembre	R_1	R_1	R_1	R_1	R_1

Pendant toute la saison sèche, les densités imaginales sont faibles. La proportion des ailés en phase solitaire participant aux déplacements est plus réduite qu'en saison chaude, ne serait-ce qu'à cause des conditions de vol beaucoup moins souvent favorables (déclenchement du vol nocturne à partir de 23° à 24°C (d'après DESCAMPS, 1961, pour *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.)).

En **octobre**, les ailés vivant sur les plateaux élevés à l'intérieur des terres dans le Nord-Ouest ont tendance à se diriger vers la zone soumise à l'optimum pluviométrique. WINTREBERT (1973) note d'ailleurs des arrivées dans les régions de Marovoay et du Bongalova en octobre, novembre, décembre et mars sans préciser leur origine.

Le mouvement amorcé en début de saison des pluies se généralise en **novembre** par suite de l'évolution spatiale des conditions hydriques. Les ailés se dispersent en direction de la côte vers le nord, l'ouest ou le sud selon les directions des vents locaux car les biotopes précédemment occupés deviennent trop humides. Dans le cas où les déplacements ont lieu vers le Sud, les ailés passent en grande majorité à l'Est du plateau de Bemahara, puis rejoignent les plaines du Mahabo-Mandabe-Manja ou le plateau de l'Horombe, c'est-à-dire l'aire de multiplication initiale du Sud de l'Ile (carte toponymique en annexe 2).

Les échanges de populations imaginales entre le Nord-Ouest et le Sud-Ouest sont possibles en raison de la faible distance qui les sépare (400 km) et du système de vents développé en début de saison des pluies. Cependant, il est peu probable que ceux-ci soient réguliers et importants en phase solitaire car les arrivées d'ailés en début de saison des pluies sur les zones septentrionales du Sud-Ouest ne sont généralement pas observées. Il est d'ailleurs bien admis que les ailés grégaires volent plus hauts, plus longtemps et plus loin que les ailés solitaires (conditions aérologiques de vol et activité générale différentes). Or, les formations grégaires, bien

que douées d'une certaine autonomie dynamique, sont dépendantes du régime pluviométrique comme nous l'avons déjà montré. On devrait donc s'attendre à ce que les essais effectuent le passage du Sud-Ouest au Nord-Ouest et inversement en période d'invasion assez fréquemment. Il n'en est rien. C'est pourquoi, le Sud et le Sud-Ouest peuvent être considérés en première approximation comme appartenant à une zone acridienne presque autonome.

A partir de **décembre**, la majorité des ailés se déplacent dans le Sud et le Sud-Ouest par **étapes successives**. Ce mouvement apparent résulte d'une translation des populations du Nord au Sud et de l'Est vers l'Ouest selon la trajectoire des vents au moment des vols. Les déplacements des ailés solitaires à Madagascar ont lieu préférentiellement selon certains itinéraires notamment en début de saison des pluies. Ces axes de déplacement ont été dénommés «voies privilégiées de déplacement» (LAUNOIS M. et LAUNOIS M.H., 1972a et LECOQ, 1972b) et dans certaines parties les plus caractéristiques, assimilés à de véritables «couloirs de migration» (LAUNOIS M. et LAUNOIS M.H., 1972a). Leur mise en évidence résulte de l'étude des modifications de la structure des populations le long de leurs parcours et sur les sites d'arrivées des plaines côtières Mahafaly et Karimbolo. Ces voies privilégiées de déplacement sont de trois types : orographique, hydrographique ou de défrichement. Leurs caractéristiques sont décrites dans une étude spéciale (DURANTON, LAUNOIS M., LAUNOIS M.H. et LECOQ, 1974). L'orientation générale de ces itinéraires facilite le déplacement des ailés selon une direction Nord-Est — Sud-Ouest coïncidant avec l'avance spatiale de l'optimum pluviométrique au cours de la saison des pluies. Dans la majorité des cas, les ailés venant en décembre de l'aire de multiplication initiale (R_2) se reproduisent dans l'aire transitoire de multiplication. Certains d'entre eux atteignent en fin décembre — début janvier les stations de l'aire de densation. Les descendants (R_3) rejoignent en majorité cette dernière aire si la saison des pluies se poursuit. Dans le cas contraire, ils se dispersent vers l'intérieur des terres. Les ailés de la dernière reproduction de saison chaude (R_4) font le parcours inverse de ceux de la première reproduction (R_2) en ordre plus dispersé et selon des itinéraires moins précis. Il est possible que des ailés parviennent à rejoindre le Nord-Ouest et que d'autres atteignent des stations d'altitude (WINTREBERT, 1973).

Le déplacement saisonnier des ailés à Madagascar est finalement un aller-retour des aires de multiplication initiale vers l'aire de densation, par l'intermédiaire de l'aire transitoire de multiplication. En général, le système de vents en saison des pluies facilite de tels mouvements bien que ceux-ci dépendent beaucoup du lieu et du moment où se réalise l'optimum pluviométrique. En toutes circonstances, la totalité des ailés ne participent jamais à de tels déplacements.

3. Réussite de chaque reproduction

D'après l'évolution de l'optimum pluviométrique, il est clair que la probabilité d'observer des croissances numériques importantes varie d'une région à une autre en fonction du moment de l'année.

Le taux de multiplication se mesure par le rapport du nombre de descendants au nombre de parents (ou par le rapport Filles/Mères en faisant intervenir la sex-ratio).

Lorsqu'il est supérieur à 1, les effectifs augmentent (+) ;

Lorsqu'il est égal à 1, les effectifs sont stables (=) ;

Lorsqu'il est inférieur à 1, les effectifs diminuent (—), (— —).

L'évolution la plus probable des populations sédentaires déduite de la réalisation de l'optimum pluviométrique est représentée dans le tableau 15.

Les variations interannuelles du taux de multiplication d'une reproduction à la suivante sont faibles en saison fraîche, très importantes en saison chaude surtout dans les zones de faible pluviosité. Elles sont donc en rapport direct avec la régularité de l'évolution pluviométrique saisonnière d'une année sur l'autre.

Tableau 15 — Evolution générale du taux de multiplication du criquet migrateur dans les principales aires acridiennes à Madagascar

	Aire de multiplication initiale			Aire transitoire de multiplication	Aire de densation
	du Nord	d'altitude	du Sud		
R_2 / R_1	+	+	+	=	=
R_3 / R_2	--	--	-	+	+
R_4 / R_3	--		+	-	=
R_5 / R_4	+				
$R_1 / \frac{R_4}{R_5}$	-	-	-	--	--

4. Facteurs de survie

Face à une évolution pluviométrique très peu prévisible d’une année à la suivante, le criquet migrateur en phase solitaire survit grâce à trois particularités essentielles :

- Quelles que soient les variations climatiques interannuelles, la plupart des régions naturelles de l’aire d’habitat gardent toujours une population résiduelle d’effectif faible, d’importance variable d’une année à l’autre et garantissant la pérennité de l’espèce si des circonstances biométéorologiques inhabituelles détruisaient les populations nomades dans une partie de l’île.
- En saison chaude, l’aire de multiplication initiale, l’aire transitoire de multiplication et l’aire de densation sont pluviométriquement complémentaires bien que proches les unes des autres (200 à 300 km au maximum). Le criquet migrateur à l’état ailé peut donc facilement suivre le déplacement des conditions favorables.
- La capacité de réponse physiologique rapide de l’acridien à toute transformation de ses biotopes dans un sens bénéfique lui permet de tirer parti à chacun de ses stades biologiques des situations pluviométriquement favorables même si celles-ci ne persistent que pendant un court laps de temps.

Le schéma général de l’évolution saisonnière du criquet migrateur est donc aisément reconstitué grâce à l’importance de la réalisation de l’optimum pluviométrique pour son développement et sa croissance. Il sert de base pour une étude plus précise de l’influence de la pluviométrie sur le criquet migrateur en phase solitaire dans le Sud et le Sud-Ouest.

B. EVALUATION DES POPULATIONS IMAGINALES EN PHASE SOLITAIRE DANS LE SUD ET LE SUD-OUEST

Pour replacer le schéma de l’évolution acridienne à Madagascar sur un plan quantitatif, il faut évaluer l’importance des populations imaginale. Sur l’ensemble de l’aire d’habitat, trop d’inconnues subsistent encore, mais dans le Sud et le Sud-Ouest, les données accumulées par le Service de Surveillance et par nous-mêmes sont suffisantes pour effectuer une telle étude afin d’établir l’évolution moyenne du nombre d’aîlés dans cette partie de l’île et montrer quelles sont les variations interannuelles possibles en phase solitaire pendant plusieurs années consécutives.

Figure 25 : Répartition des secteurs de surveillance anti-acridienne de 1965 à 1972 dans le Sud et le Sud-Ouest.

Echelle: 1 / 2 000 000 ^{ème}



1. Données disponibles

L'évaluation des populations imaginale requiert deux informations :

- un indice d'abondance des ailés convertible en densité par unité de surface,
- une estimation des surfaces occupées par l'acridien à chaque période de l'année.

L'indice d'abondance des ailés est obtenu à partir des observations du Service de Surveillance et de Lutte. Depuis 1965, les prospecteurs sont chargés de contrôler l'importance et la structure des populations imaginale et larvaires dans une vingtaine de secteurs principaux dont les limites sont indiquées sur la figure 25. Leur répartition spatiale résulte d'un compromis entre l'unité physionomique de chacun d'eux et l'organisation matérielle des prospections. Dans chacun de ces secteurs, 10 à 20 stations, parfois davantage, sont visitées chaque mois pendant la saison chaude. En saison fraîche, ce nombre est fréquemment réduit à 5 voire 1 ou 2. Les sites prospectés sont choisis parmi ceux qui sont les plus susceptibles d'abriter des populations acridiennes importantes. Chacune de ces stations a une valeur particulière pour le criquet migrateur, mais comme l'itinéraire de passage n'est pas toujours le même, elles seront considérées comme autant de points d'échantillonnage au sein d'un même secteur. En pratique, l'approximation introduite n'est pas grande car les secteurs sont généralement assez homogènes par rapport aux régions naturelles, et les cinq cent stations acridiennes prospectées régulièrement chaque mois sont sélectionnées parmi plus de 3000 autres qui ont été préalablement recensées dans le Sud et le Sud-Ouest. L'image de la situation acridienne est donc volontairement aggravée pour que la détection des pullulations soit plus facile.

Le comptage des ailés se fait au long d'un itinéraire de 100 pas. Le prospecteur dénombre en marchant les ailés qui s'envolent devant lui. Il effectue 20 comptages de ce type qui sont autant de répétitions d'une même épreuve. Les données disponibles ne sont pas interprétables en fonction du couvert végétal traversé. En pratique, chaque secteur est caractérisé par un indice d'abondance mensuel fondé sur 400 comptages en saison chaude. La conversion de cet indice en densité par hectare est rendue possible par l'utilisation d'un coefficient moyen de correction. De nombreux comptages ont été effectués simultanément soit aux 100 pas, soit sur bandes de 1 mètre de large et 100 mètres de long (LAUNOIS M. 1972a) dans des conditions très variées. Il en ressort que le coefficient par lequel il faut multiplier l'indice d'abondance pour obtenir une estimation de densité par hectare varie de 40 à 50 en moyenne pour les types de formations végétales où se trouve le plus souvent le criquet migrateur. Les valeurs extrêmes sont de 100 sur prairie très dense et de 30 sur pelouse rase et claire. Par ces approximations successives, la densité imaginaire estimée par hectare est toujours plus forte que la densité réelle car les prospecteurs considèrent seulement les zones où les effectifs acridiens sont les plus importants. C'est pourquoi, les évaluations des surfaces colonisables sont faites dans les milieux mésotrophes pour une situation pluviométrique proche de l'optimum pluviométrique. Le calcul des surfaces les plus favorables pour l'acridien est effectué à partir des études de DURANTON et LAUNOIS M., 1972 et 1973 ; DURANTON, 1973.

2. Evolution moyenne mensuelle du nombre des ailés

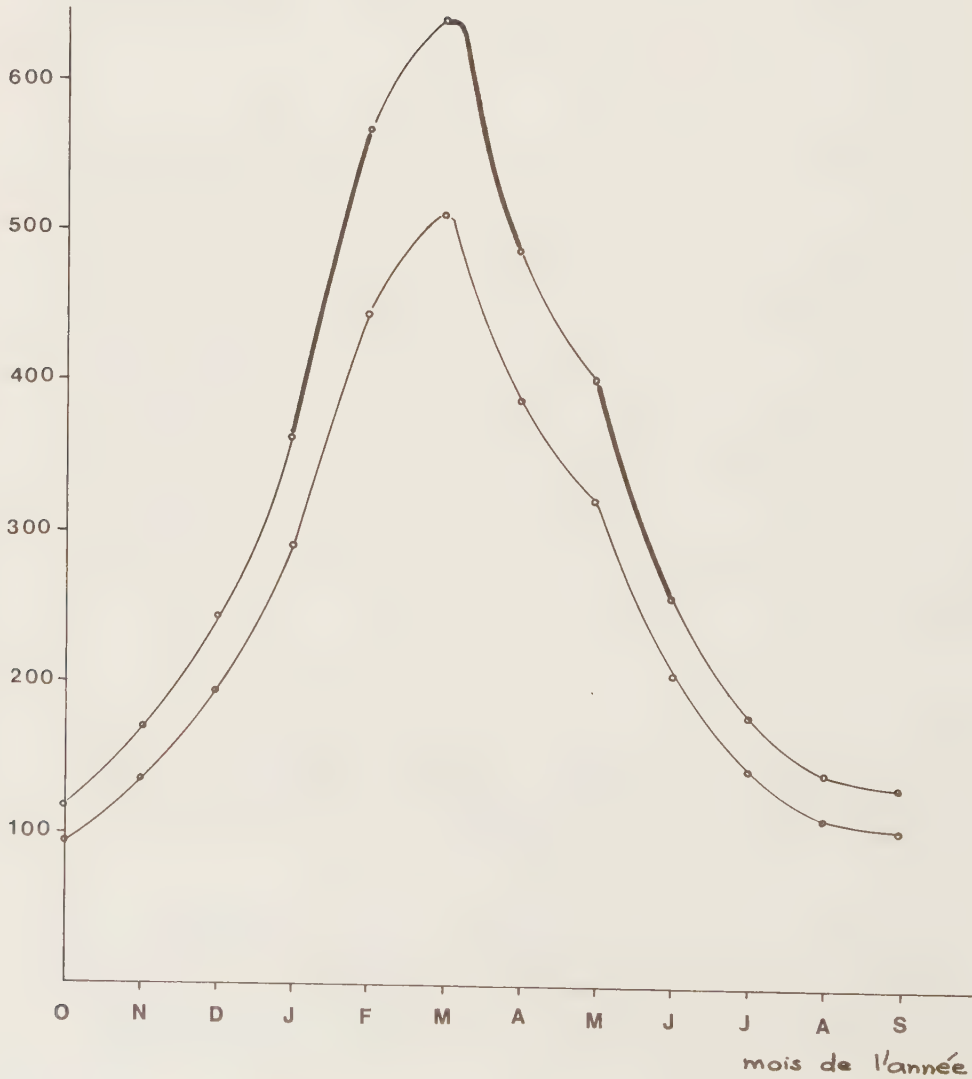
Sur un intervalle de 8 années consécutives, de 1965 à 1972, l'évolution moyenne mensuelle du nombre d'ailés dans le Sud et le Sud-Ouest est représentée dans la figure 26. Les deux courbes indiquées correspondent pour l'une à un coefficient de correction de 40, pour l'autre de 50 ; la représentativité de l'une ou de l'autre dépend du moment de l'année et de l'aspect de la végétation selon les principales aires.

En saison sèche, le nombre d'ailés est certainement surestimé. Au cours de l'année, les variations des effectifs sont très importantes. Elles passent de quelques dizaines de millions (100 millions d'après l'estimation rapportée) à plusieurs centaines de millions d'individus. D'octobre à mars, les effectifs diminuent. On observe une rupture de pente au mois de mai qui révèle un ralentissement des pertes de population. Il correspond soit à l'individualisation relative de la dernière reproduction de saison chaude (R_4), soit à un effet du maintien de

Figure 26 : Évolution moyenne annuelle (période 1965-1972) du nombre d'ailés *Locusta* dans le Sud et le Sud-Ouest.

Les deux courbes indiquées correspondent pour l'une à un coefficient de correction de l'indice d'abondance des ailés de 40, pour l'autre de 50. Les traits renforcés sont destinés à montrer les périodes où les variations d'effectifs sont les plus importantes.

Nombre moyen
d'ailés en
millions d'individus



l'optimum dans la zone Sud en pays Androy, bien qu'il soit peu probable que des circonstances locales puissent influencer à ce point sur le niveau général des populations dans le Sud et le Sud-Ouest. Le chevauchement des reproductions est tel qu'elles ne sont pas discernables les unes des autres d'après cette représentation. L'augmentation mensuelle la plus importante a lieu entre janvier et février, les pertes les plus grandes entre mars et avril, puis entre mai et juin. En saison sèche, la décroissance des populations s'atténue progressivement pour atteindre un palier en septembre.

L'évolution numérique moyenne mensuelle des populations de phase solitaire traduit bien les effets de chaque saison :

- en saison chaude et humide : accroissement du nombre d'ailés,
- en saison fraîche et sèche : diminution du nombre d'ailés.

L'amortissement de la décroissance des effectifs en septembre-octobre est peut-être à rapprocher d'une saison transitoire chaude et sèche.

3. Variations interannuelles du nombre d'ailés

Les variations mensuelles du nombre d'ailés présents dans le Sud et le Sud-Ouest pendant chacune des 8 années étudiées (1965 à 1972) sont indiquées dans la figure 27.

Globalement, l'évolution saisonnière est identique : croissance numérique en saison des pluies, décroissance en saison fraîche et sèche, stagnation en fin de saison sèche. La phase d'accroissement peut être plus courte que la phase de décroissance, mais ce n'est pas un phénomène général. Les différences observées dans l'évolution du nombre d'ailés sont de plusieurs types :

- évolution régulière du nombre d'ailés (1965, 1966, 1967, 1968, 1970) ou apparition de discontinuités (1969, 1971, 1972) ;
- moment de l'année où les populations imaginales sont les plus nombreuses :
 - février : 1970,
 - mars : 1965, 1966, 1967, 1968, 1969, 1971, 1972 ;
 sont les plus faibles :
 - août : 1966, 1972,
 - septembre : 1965,
 - octobre : 1967, 1968, 1969, 1970, 1971 ;
- amplitude de variations du nombre d'ailés au cours des saisons :
 - facteur 2,0 en saison des pluies (les années 1970 et 1972 sont celles où le nombre d'ailés en saison des pluies est le plus important),
 - facteur 1,5 en saison sèche.

Les variations interannuelles du nombre d'ailés sont relativement peu importantes en comparaison des conditions pluviométriques très différentes d'une année à l'autre. Ceci peut traduire l'adaptation de l'acridien à un milieu instable. Ses capacités de vol lui servent effectivement à accroître ses chances de découvrir les zones où l'optimum pluviométrique est réalisé et ainsi à limiter les pertes de populations qu'il subirait en restant sédentaire. Cette perspective n'est certainement pas la seule à considérer car l'aire de multiplication initiale, pluviométriquement plus stable, est aussi celle dont la surface est la plus importante. Les variations interannuelles sur l'aire de densation et l'aire transitoire de multiplication sont donc peu sensibles par rapport à l'ensemble des populations du Sud et du Sud-Ouest.

D'après l'évolution acridienne de 1965 à 1972 considérée secteur par secteur (figure 28), il n'y a pas de corrélation évidente entre le nombre total d'ailés présents en saison des pluies et le nombre minimal d'ailés en saison sèche. Les effectifs d'ailés en saison sèche sont assez stables d'une année à l'autre. Il n'est donc pas possible de prévoir la population résiduelle de fin de saison sèche à partir de l'importance des populations pendant la saison des pluies précédente. Cette constatation s'explique par référence aux études de MULLER (1973). Il est difficile de prévoir une fin précoce des pluies à la suite d'un début précoce des pluies

Figure 27 : Evolution mensuelle du nombre d'ailés Locusta dans le Sud et le Sud-Ouest pendant huit années successives (1965 à 1972).

La signification des deux courbes est donnée dans la Figure 26
et dans le texte.

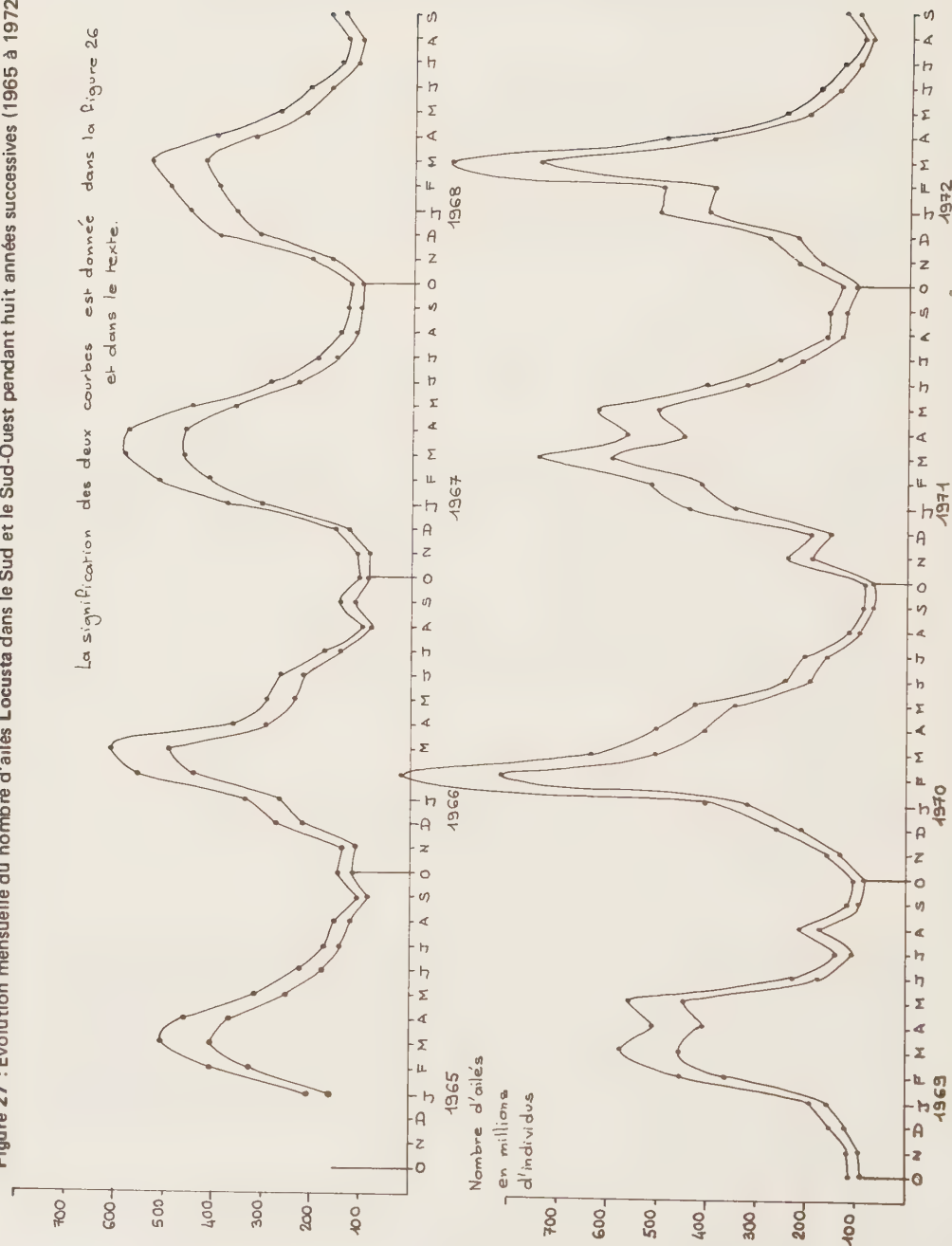
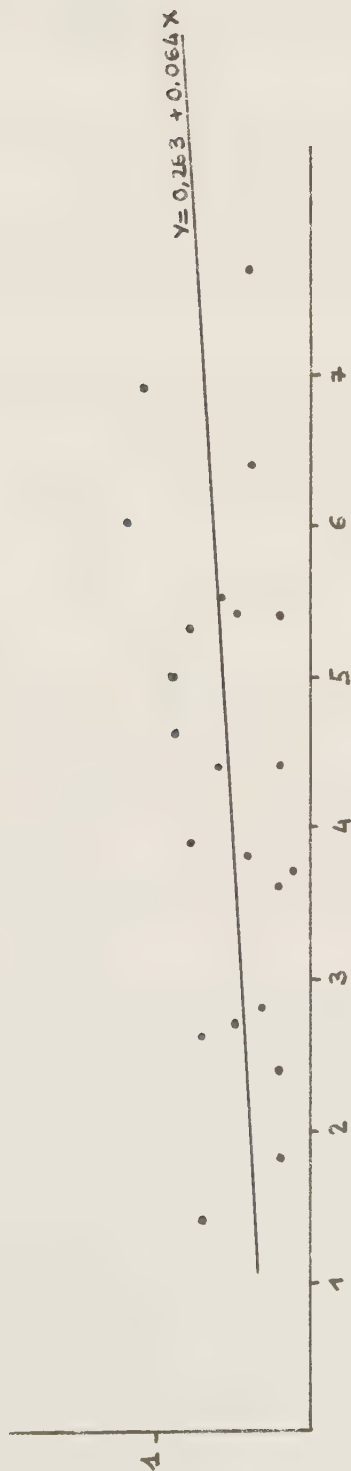


Figure 28 : Relation entre l'indice d'abondance des aîlés le plus élevé en saison des pluies et le plus faible en saison sèche dans le Sud et le Sud-Ouest (moyenne 1965-1972. Chaque point représente la situation dans un secteur de surveillance).

Indice d'abondance des aîlés
le plus faible en saison sèche.



Indice d'abondance des aîlés
le plus élevé en saison des pluies.

et inversement car la corrélation entre les déviations de la moyenne des débuts et les déviations de la moyenne des fins de la saison pluvieuse est très faible. Dans ces conditions, **les caractères pluviométriques de deux saisons consécutives sont très peu liés et l'avenir des populations acridiennes ne peut pas être prévu avec une sécurité suffisante d'une saison à la suivante, et à plus forte raison d'une année sur l'autre.**

C. EVOLUTION DES POPULATIONS SOLITAIRES DANS LES PRINCIPALES AIRES DU SUD ET DU SUD-OUEST

L'étude de l'évolution des populations solitaires sur l'ensemble du Sud et Sud-Ouest pendant la période s'étendant de 1965 à 1972 est fondée sur la connaissance de 3 paramètres :

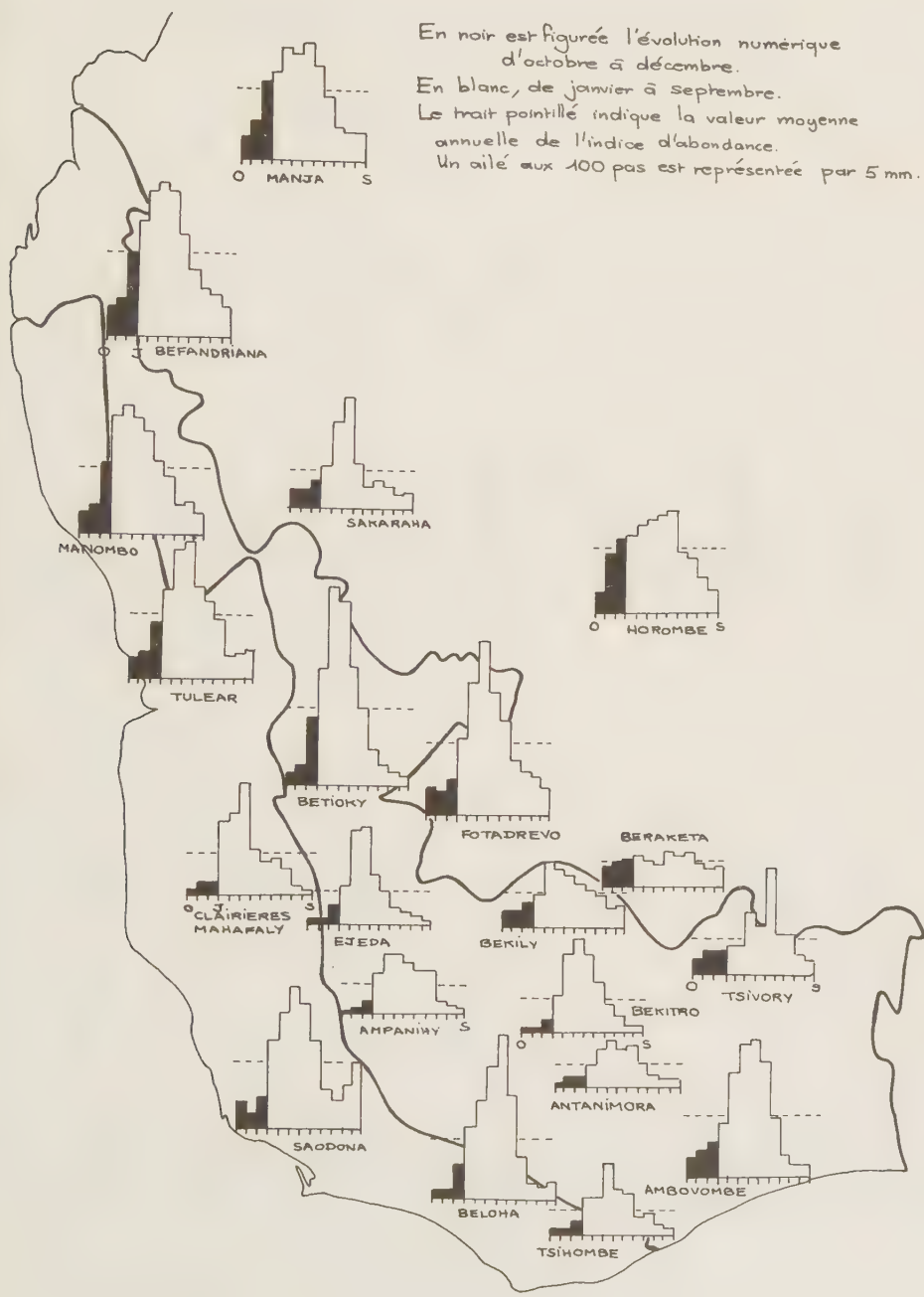
- l'importance des populations imaginales mesurée par un indice d'abondance mensuel des ailés ;
- l'importance des périodes d'éclosions appréciée indirectement par le nombre de larves de premier stade (L_1) découvertes chaque mois en fonction du nombre de stations prospectées. Quatre types d'observations sont notés :
 - recherche des larves mais pas de découverte de L_1 ,
 - découverte de L_1 très dispersées et rares (présence dans 1 ou 2 stations sur 20 prospectées),
 - présence certaine de L_1 mais peu abondantes (nombreux L_1 sur 2 ou 3 stations ou peu de L_1 sur la plupart des stations),
 - abondance des L_1 (présence en grand nombre dans toutes les stations prospectées) ;
- l'importance des périodes de mues imaginales, appréciée par l'abondance des ailés à téguments mous. Les mêmes notations faites pour les jeunes larves sont reprises au niveau des jeunes ailés selon une échelle de valeur comparable. Cependant, il faut noter que les mues imaginales sont plus faciles à dénombrer que les éclosions. L'évolution moyenne mensuelle de l'indice d'abondance des ailés en fonction de chaque secteur est donnée dans la figure 29. L'hétérogénéité interannuelle est indiquée par la représentation des variations mensuelles de l'indice d'abondance imaginal pendant 8 années consécutives (figure 30) et par l'importance relative des éclosions et des jeunes ailés dans le tableau 16 pour chacun des 20 secteurs régulièrement prospectés, afin de rendre compte de l'importance des variations interannuelles pour chaque mois considéré.

Grâce à ces représentations, les caractères dominants de l'évolution des populations solitaires peuvent être dégagés en fonction des grands ensembles écologiques : l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation. Nous verrons comment les différentes parties de chacune de ces aires sont agencées en ensembles fonctionnels écologiquement complémentaires pour le criquet migrateur, (carte toponymique en annexe 2).

1. Aire de multiplication initiale

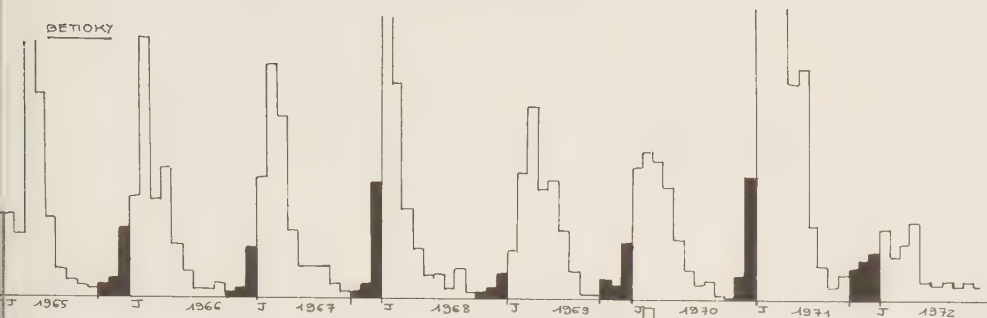
Dans l'aire de multiplication initiale, l'augmentation du nombre d'ailés est plus précoce que dans les autres aires (figure 29). Elle a lieu dès novembre sur l'Horombe (coïncidence avec l'optimum pluviométrique) et en décembre plus fréquemment vers l'Ouest. La division pluviométrique de l'aire de multiplication initiale en 3 ensembles a donc une réalité certaine bien que des complications nuancent les effets possibles des pluies à grande échelle : il s'agit de la valeur potentielle de chaque région naturelle et de leur accessibilité par les ailés. Ainsi, le piedmont de l'Isalo, la région de Beraketa-Isoanala, et celle de Tsivory sont moins favorables pour l'acridien que le plateau de l'Horombe et les régions situées à l'Ouest du massif de l'Analavelona-Mikoboka. Pour le plateau de l'Horombe, des différences importantes sont notées entre la bordure Est, peu colonisée, et la bordure Ouest au contraire beaucoup plus favorable.

Figure 29 : Évolution annuelle moyenne de l'indice d'abondance des ailés (comptages aux 100 pas) du criquet migrateur pendant la période 1965-1972 dans les principales régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest.



AIRES TRANSITOIRES DE MULTIPLICATION

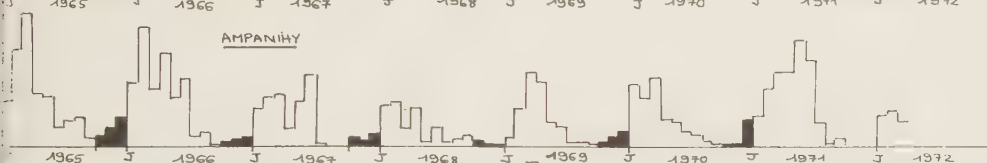
DETOKY



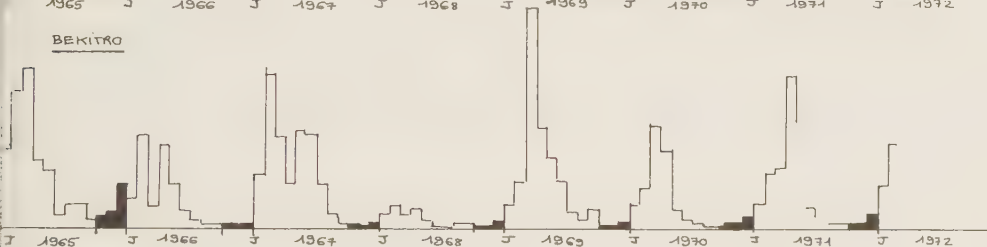
EJEDA



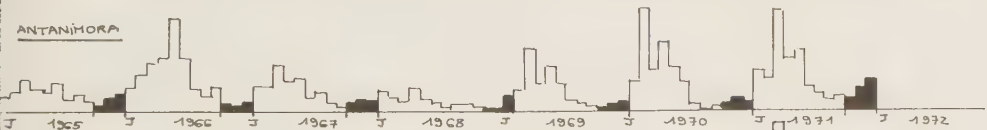
AMPANIHY



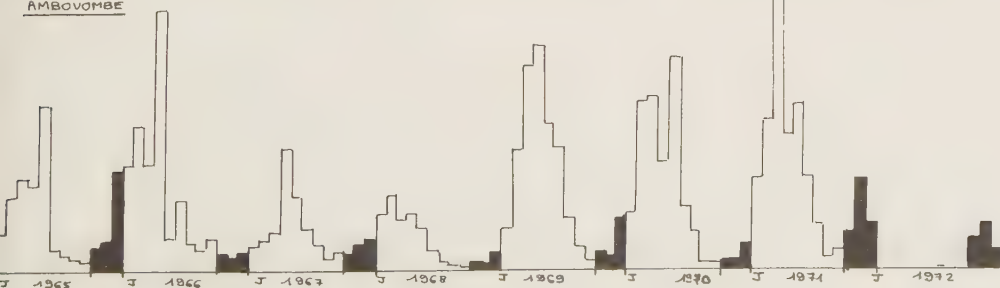
BEKITRO



ANTANIMORA



AMBOVOMBE



la première
les symboles

	OCTOBRE							JUIN							JUILLET							AÔT							SEPTEMBRE									
	65	66	67	68	69	70	71	66	67	68	69	70	71	72	65	66	67	68	69	70	71	72	65	66	67	68	69	70	71	72	65	66	67	68	69	70	71	72
ROMBE	.	.	○					.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	.	○	●	.				○	○	.	○	.	.	.	.	.	○	.	○	.	.	.	.	.	○	○	.	○	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○
AKETA	○	○	.	.	○	.	.	○	.	.	.	.	.	.	○	○	.	.	.	.	.	.	○	○	.	.	.	.	.	.	.	○	○	.	.	.	.	
	○	.	○	○	●	○	○	○	○	.	○	○	○	○	○	○	○	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
IVORY	○	.	○	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	○	.	●	○	○	○	●	○	.	.	.	.	○	.	○	○	○	.	.	.	.	.	○	○	○	.	.	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	
RAZAH	.	.	.	○	○			.	.	.	.	.	.	.	○	○	○	○	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.		
	○	○	○	○	○	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		
ILY	●	●	○	.	.	.	.	.	●	.	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
NDREVO	○	○	●	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	.	○	○	○	○	○	○	○	.	.	.	.	.	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○
	○	○	○	○	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	.	.	○	○	○	○	.	.	.	○	○	○	○	○	○	
KAJA	○	○	○	○	.	.	.	○	○	○	○	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
NDRIANA	○	○	○	○	○	.	○	○	.	○	○	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
IKOY	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
VEDA	○	○	○	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
MINIY	.	.	.	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
MITRO	○	○	.	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
MINHORA	○	.	.	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
NOVOMBE	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
WOMBO	.	.	○	○	.	.	.	○	○	○	○	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	
SEAR	.	○	○	.	.	.	.	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○		

Cependant, on remarque que la croissance numérique est souvent très étalée dans le temps. En saison des pluies, elle est ralentie, parfois même elle présente une légère inflexion (Manja-Beraketa). Les populations demeurent relativement abondantes jusqu'en fin de période pluvieuse et dans quelques secteurs, un accroissement des densités est observé en avril-mai (Tsivory-Beraketa). En saison fraîche et sèche, les ailés sont généralement plus abondants ici que dans les autres aires. L'hypothèse déjà faite de permanence plus accusée par suite d'une plus forte probabilité d'apparition de l'optimum pluviométrique sur l'intérieur des terres que sur la côte est donc vérifiée.

En considérant la figure 30, il apparaît que l'évolution saisonnière des populations solitaires est assez stable d'une année à la suivante. Les secteurs les plus fréquemment colonisés par l'acridien sont : Ihosy, Ranohira, Manja, Fotadrevo, Befandriana ; les autres paraissent régulièrement moins attractifs : Betroka, Sakaraha, Beraketa, Tsivory, Bekily. Au fur et à mesure que l'on se rapproche de l'aire transitoire de multiplication, les variations inter-annuelles deviennent plus importantes (Befandriana, Fotadrevo, Tsivory). Cette évolution est tout à fait explicable par l'augmentation de la déviation pluviométrique mensuelle par rapport à la moyenne.

Le tableau 16 confirme l'apparition plus précoce des éclosions et des jeunes ailés par rapport aux autres aires et ainsi, en comparaison de la figure 22 où est représentée la fréquence d'apparition de l'optimum pluviométrique dans les différentes régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest, l'efficacité des pluies sur la reprise du développement et de la croissance des populations paraît démontrée. On remarque d'ailleurs que l'augmentation du nombre d'ailés s'explique par le développement des populations embryonnaires et larvaires en place, sans qu'il faille recourir à l'hypothèse d'une arrivée massive d'ailés en provenance du Nord. Il est important de retenir de ce tableau que l'apparition d'éclosions plus ou moins abondantes ainsi que des jeunes ailés n'est jamais tout à fait certaine, ni d'égale importance chaque année pour un même mois.

En dépit de toutes les variations interannuelles, les principales caractéristiques de l'évolution acridienne sur l'aire de multiplication initiale sont assez nettes :

- probabilité élevée d'observer un développement embryonnaire et larvaire précoce avec production massive d'ailés en novembre et décembre,
- stabilisation apparente ou croissance lente des populations en saison des pluies,
- maintien des populations à un niveau élevé jusqu'en fin de saison des pluies où des apports d'ailés allochtones sont probables (Beraketa-Tsivory-Sakaraha) ou démontrés (Betroka, LECOQ, 1972a),
- importance relative des populations de saison sèche par rapport à celles des autres aires qui s'explique par les caractéristiques de la végétation (espèces pérennes), la plus courte durée de la saison sèche et des apports de populations en fin de période pluvieuse,
- stabilité relative de l'évolution saisonnière pour chaque région naturelle considérée d'une saison des pluies à la suivante.

2. Aire transitoire de multiplication

Dans l'aire transitoire de multiplication, les populations d'ailés deviennent plus abondantes à partir du mois de décembre au Nord de l'aire jusqu'à la latitude du plateau de Betioky, puis plus fréquemment à partir de janvier au fur et à mesure que l'on se rapproche du Sud (figure 29). Durant la saison chaude, la période de croissance numérique est plus courte sauf dans le Sud où les ailés restent nombreux en fin de saison par suite de l'influence d'une deuxième saison des pluies.

La valeur intrinsèque de chaque région est très différente. Les bordures Sud-Ouest et Ouest de la péninsule de Bekily-Fotadrevo sont en particulier peu colonisées par le criquet migrateur. Ces préférences s'expliquent généralement par l'importance relative des formations végétales, boisées ou embroussaillées, ainsi que par les caractéristiques du couvert herbacé. Parmi les plus favorables, se trouvent celles du plateau de Betioky, de la dépression de Beloha et de la région d'Ambovombe. Les secteurs d'Ejeda, Ampanihy, Bekitro, Antanimora, Tsihombe sont les plus faiblement peuplés.

En saison sèche, les populations imaginaires sont de faible importance. L'amplitude de variations des densités au cours d'une même année est plus forte que dans l'aire de multiplication initiale. Ce fait rend compte du plus grand contraste saisonnier de la valeur des biotopes pour le criquet migrateur.

D'après la figure 30, l'hétérogénéité interannuelle se traduit à plusieurs niveaux : le moment où les populations imaginaires commencent à augmenter (décembre-janvier), la durée de la période pendant laquelle les ailés sont nombreux, le moment où la décroissance des populations est rapide. Les différences peuvent être très importantes (Betioky 1971-1972, Bekitro 1967-1968). Dans la région d'Ambovombe, les variations sont moins grandes par suite de la meilleure répartition des pluies au cours de l'année et de leur plus grande régularité. Bien que de très nombreux facteurs puissent influencer sur les effectifs, la pluviométrie locale peut toujours être considérée comme l'un des principaux facteurs agissant sur l'importance des populations à l'échelle mensuelle.

Les indices d'éclosions et d'émergences du tableau 16 montrent que le développement des populations autochtones est plus tardif en saison chaude dans l'aire transitoire de multiplication que dans l'aire de multiplication initiale. Les ailés qui apparaissent en décembre sont étrangers comme le montre l'importance de l'accroissement numérique des populations imaginaires et la faible abondance des populations embryonnaires et larvaires observée en octobre, novembre et décembre. Pour cette aire, il est d'ailleurs établi que les ailés de décembre et janvier sont en majorité allochtones. Ce sont eux qui permettent une reproduction R_3 locale souvent abondante. Les données à l'appui de cette affirmation sont très nombreuses (WINTREBERT, 1970 ; LAUNOIS M., 1971...). Chaque année, des arrivées ont lieu en novembre, décembre ou janvier ; l'incertitude porte seulement sur l'amplitude des déplacements, l'importance des arrivées, la sédentarisation éventuelle des ailés. Les variations de la réussite de cette reproduction dépendent largement de la réalisation de l'optimum pluviométrique (LAUNOIS M., 1972a et 1973c).

L'aire transitoire de multiplication est donc caractérisée par :

- une probabilité élevée d'avoir des apports de populations en décembre et janvier. Les populations embryonnaires et larvaires locales sont généralement faibles et contribuent peu à la production d'ailés R_2 ;
- une période limitée en saison chaude pendant laquelle des accroissements numériques importants sont observés, les ailés se déplacent vers l'Est ou vers l'Ouest en fonction des conditions pluviométriques et des vents dominants ;
- une population résiduelle de saison sèche de niveau très faible ;
- une amplitude importante des variations annuelles de l'indice d'abondance des ailés et des larves ;
- une irrégularité de l'évolution saisonnière dans chaque région naturelle largement superposable à l'irrégularité pluviométrique dans cette même aire.

3. Aire de densation

Le premier accroissement important des populations en saison chaude a lieu en décembre, au Nord de l'aire de densation (delta de la Manombo et du Fiherenana), et en janvier au Sud.

(clairières du plateau Mahafaly, plaine côtière Mahafaly, plateau et plaine côtière Karimbolo, figure 29). Cette différence est due au fait que la fréquence d'apparition de l'optimum pluviométrique n'est pas la même sur l'ensemble de cette aire, les régions septentrionales étant plus précocement et plus régulièrement favorables au criquet migrateur (figure 22).

Les indices d'abondance des ailés sont légèrement supérieurs à ceux de l'aire transitoire de multiplication mais par suite de l'importance des restrictions de surface, il s'avère que les apports d'ailés sur l'aire de densation sont plus faibles. Le temps de croissance numérique est limité à peu près dans les mêmes proportions que dans l'aire transitoire de multiplication. Au sud de la Menarandra, l'évolution acridienne se prolonge plus facilement pendant la saison chaude grâce aux effets encore sensibles de la deuxième saison des pluies méridionales.

Les populations de saison sèche sont d'effectifs généralement faibles, mais des exceptions apparaissent dans certains sites pour deux raisons principales :

- dans les deltas et les méandres des fleuves, la végétation se maintient relativement verte en dehors des périodes pluvieuses par suite d'une remontée hydrique capillaire, ce qui permet une translation des effets des pluies ayant eu lieu en amont ;
- la végétation en place est capable de réagir très rapidement à des précipitations même faibles, à n'importe quelle période de l'année ce qui n'est pas le cas, comme nous l'avons déjà montré, pour les autres aires.

Les différences entre l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation ne sont pas aussi graduées que prévu en ne tenant compte que de l'optimum pluviométrique par suite d'une meilleure répartition de l'eau au cours de l'année soit sous forme de précipitations, soit par apport souterrain compensant localement la plus faible pluviosité mensuelle. L'hétérogénéité interannuelle représentée dans le figure 30 apparaît être d'autant plus grande que l'on se dirige vers le Sud jusqu'à la latitude de Saodona, limite à partir de laquelle le gradient pluviométrique Est-Ouest de fin de saison pluvieuse atténue les différences pluviométriques. Une fois de plus, l'importance de la classification pluvioclimatique de DARNHOFER (1973a) se vérifie pour le criquet migrateur.

Généralement, les variations de la colonisation par le criquet migrateur d'une année sur l'autre peuvent être interprétées par la pluviométrie sauf pour Tsihombe, région naturelle située à la limite Sud de l'aire de densation. La notion d'optimum pluviométrique est insuffisante à elle seule pour rendre compte de l'augmentation progressive de l'importance des populations acridiennes depuis 1969. Il y a lieu de penser que la valeur de cette région a évolué depuis cette date dans un sens favorable à l'acridien par augmentation des surfaces rudéralisées surtout vers la côte. L'hypothèse d'une influence humaine paraît être la seule qui puisse expliquer cette évolution. Cette région constitue un exemple de l'évolution potentielle des aires actuellement peu favorables au développement de l'insecte.

Le tableau 16 montre que l'hétérogénéité interannuelle pour les périodes d'éclosions et d'émergences est très grande. Pourtant il y a certaines années où le développement des populations en place dans l'aire de densation est précoce surtout dans sa partie Nord. Il est probable que les raisons déjà invoquées pour expliquer le maintien des populations en saison sèche sont encore valables. La majorité des stations acridiennes du Sud et du Sud-Ouest sont d'évolution potentielle plus rapide que celles de l'intérieur dans le cas de faibles pluviométries. Toutefois, la probabilité d'apparition massive de larves du 1er stade et de jeunes adultes est faible avant janvier. Il est donc certain que la plupart des populations ailées de décembre-janvier sont d'origine allochtone. LECOQ (1972a et 1973a) a effectué une étude intensive de l'Extrême Sud au cours de laquelle il confirme l'importance des arrivées d'ailés au début de la saison des pluies pour la dynamique des populations locales et prouve que la plupart des apports de populations sont observés pendant les mois où l'optimum pluviométrique est présent. Les circonstances météorologiques les plus favorables sont réalisées par de fortes pluies dues au passage de dépressions intertropicales sur l'ensemble du Sud avec des vents de secteur Nord et Nord-Est.

L'aire de densation ne prend toute sa signification qu'en cas de début de grégarisation comme nous le verrons plus loin. Pour les populations solitaires, elle se caractérise par :

- une probabilité élevée d'avoir des apports de population plus tardivement que sur l'aire transitoire de multiplication, et plus précocement au Nord qu'au Sud de cette aire. Les populations locales ont parfois un rôle pour renforcer la densité des populations immigrantes ;
- une période variable de colonisation importante, par suite, d'une part de l'irrégularité pluviométrique (saison des pluies précoce ou tardive) et d'autre part de la complexité des gradients pluviométriques (Nord-Sud et Est-Ouest ainsi que l'influence de l'alternance des brises de mer et de terre) ;
- une population résiduelle de saison sèche pouvant rester assez forte localement (delta, - méandre) surtout au Nord de cette aire (irrigation) ;
- une amplitude importante des variations annuelles de l'indice d'abondance des ailés et des larves ;
- une irrégularité des variations saisonnières des populations acridiennes assez forte, superposable à la pluviométrie, mais compliquée dans la partie méridionale de l'aire par une meilleure répartition annuelle des pluies pendant la saison chaude.

4. Les ensembles fonctionnels d'aires complémentaires

Les échanges de populations entre l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation du Sud et du Sud-Ouest ne se font pas au hasard. En effet, l'orientation générale du relief, le système de vent développé en basses couches et l'existence de voies privilégiées de déplacement (DURANTON, LAUNOIS M.H., LAUNOIS M. et LECOQ, 1974) augmentent les possibilités d'échange entre certaines parties correspondantes des trois aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude.

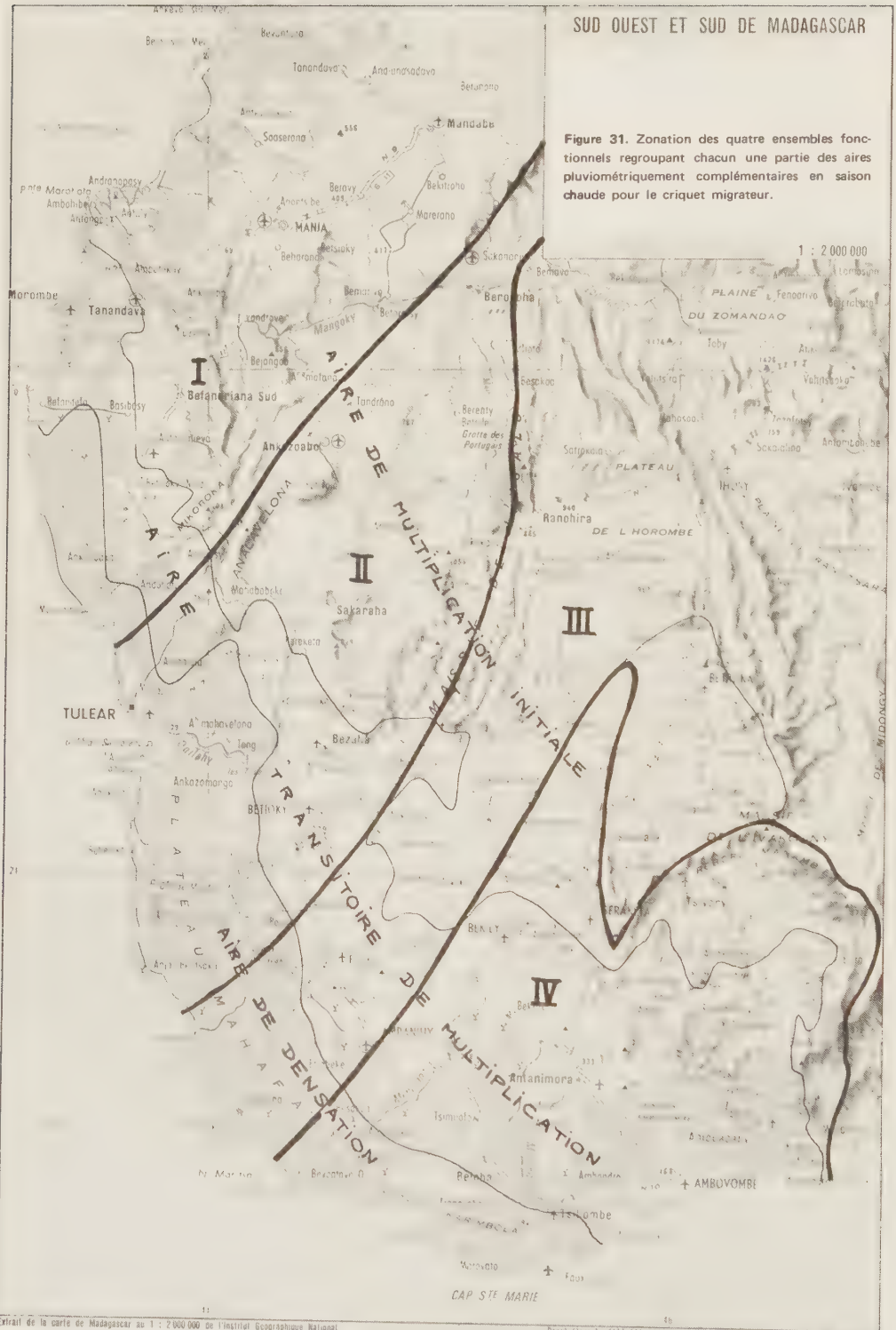
Nous distinguons quatre grands ensembles dans le Sud et le Sud-Ouest. Ils sont disposés les uns par rapport aux autres perpendiculairement aux aires selon un axe Nord-Est — Sud-Ouest (figure 31) et possèdent chacun une certaine originalité.

Le premier sous-ensemble d'aires complémentaires est limité à l'Est par les massifs du Makay et de l'Analavelona-Mikoboka et à l'Ouest par la mer. L'aire de multiplication initiale est formée par les régions de Manja-Mandabe et Befandriana, les plus typiques étant situées au Nord. L'aire transitoire de multiplication est peu développée : elle se situe entre Antanimieva et Ankililoaka. L'aire de densation est formée par le delta de la Manombo. La principale caractéristique de cet ensemble est de réaliser les conditions pluviométriques complémentaires sur une faible distance : moins de 200 km. Les massifs assez hauts tels le Mikoboka, se comportent comme des enclaves pluviométriques permettant de les assimiler à des aires de multiplication initiale d'altitude. Ils peuvent compliquer les échanges de populations. Cependant, au début de la saison des pluies, l'avance par étapes des populations est parfaitement établie sur un axe Befandriana-Manombo en direction du sud. Une concentration locale des ailés est possible au sud du lac Ihotry par suite d'un effet de blocage dû au développement alterné d'une brise de terre et d'une brise de lac se compliquant des effets de la brise de mer encore sensible à cette faible distance de la côte. Elle pourrait correspondre à une zone de densation si la pluviométrie n'était pas régulièrement trop élevée à l'acmé de la saison humide et si elle n'était pas un bassin d'accumulation des eaux d'un vaste système endoréique.

Le deuxième sous-ensemble est individualisé entre les massifs de l'Isalo et de l'Analavelona du Nord, les côtes de la Sakamena jusqu'à Itampolo et la mer au Sud. La limite Sud du côté des terres n'est pas très précise. Il n'y a pas d'obstacles naturels à la dispersion des ailés.

SUD OUEST ET SUD DE MADAGASCAR

Figure 31. Zonation des quatre ensembles fonctionnels regroupant chacun une partie des aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude pour le criquet migrateur.



L'aire de multiplication initiale est formée par les plateaux et plaines du Sud du Mangoky, le piedmont de l'Isalo et la région de Sakaraha. Elle peut être éventuellement alimentée à partir du Nord. Les massifs de l'Analavelona, du Makay et de l'Isalo jouent un rôle dans la genèse de pluies précoces par suite de leur altitude. L'aire transitoire de multiplication est bien développée. Elle comprend le plateau d'Andranovory, les vallées de la Sakondry et de la Taheza, et le plateau de Betioky. L'aire de densation correspond au delta du Fiherenana, aux méandres de l'Onilahy, aux clairières du plateau Mahafaly, et à la bordure côtière comprise entre Soalara et Itampolo. Dans ce sous-ensemble fonctionnel, une partie des ailés peuvent se disperser vers le Sud.

Le troisième sous-ensemble est le plus complet et le plus caractéristique de tous. Il est limité par les montagnes de l'Est et une partie du Sud-Horombe au-delà des «couloirs de migration» de Benenitra. Sa limite sud se situe au niveau de l'interfluve entre la Linta et la Menarandra. A l'ouest, le massif de l'Isalo est sa principale frontière. L'aire de multiplication initiale est formée du plateau de l'Horombe et de la partie est de la pénéplaine de Fotadrevo. Il est probable que l'Est-Horombe doit être considéré comme une zone un peu marginale, dont les ailés sont mal drainés vers le sud en saison des pluies et peu recolonisée en fin de période pluvieuse par suite des vents dominants. Ces considérations jointes à d'autres d'ordre climatique pourraient la faire considérer comme une aire limite (LOUVEAUX, 1972 et LECOQ, 1972a). Les populations sont canalisées vers le sud-ouest grâce à l'existence de formations orographiques très développées et parallèles entre elles. L'aire transitoire de multiplication est moins importante. Il s'agit de la région d'Ejeda, du bassin versant de la Linta et de la bordure ouest de la pénéplaine Mahafaly. L'aire de densation est formée par les régions comprises entre Itampolo et le nord de Bevoalava. L'axe principal de déplacement des ailés est la Linta. Leur accumulation sur l'estuaire est vérifiée chaque année.

Le quatrième sous-ensemble est probablement le plus complexe. Il est limité à l'est par les massifs de l'Ivoakany et à l'ouest par le troisième sous-ensemble. L'aire de multiplication initiale est formée de deux parties distinctes : la partie interne du rebord Manambien et la région de Beraketa. La caractéristique principale de ce sous-ensemble est la faible importance relative de l'aire de multiplication initiale par rapport aux surfaces des autres aires. La partie interne du Cirque Manambien est très mal connue car difficilement accessible. Il semble cependant que ce soit une aire de multiplication efficace, mais que son originalité tienne à l'importance du retour des ailés en fin de saison pluvieuse peut-être rendu plus apparent par suite d'un effet d'accumulation des ailés sur des surfaces limitées par la présence de montagnes élevées. La région de Beraketa paraît être la partie de l'aire de multiplication initiale la mieux placée et la plus active pour produire des ailés en début de saison pluvieuse dans cet ensemble. LECOQ (1972b) a souligné que cette aire était probablement celle d'origine des ailés apparus sur Beloha-Lavanono (coïncidence entre les moments de départs des insectes sur l'une et les arrivées sur l'autre). L'aire transitoire de multiplication est constituée par les bordures Sud de la pénéplaine de Bekily, Ampanihy, Bekitro, Antanimora, de la partie Sud du Cirque Manambien et de l'Androy. Cette dernière région est la plus originale de toutes celles qui font partie de l'aire transitoire de multiplication. Elle est soumise à un gradient pluviométrique particulier qui fait d'elle une région potentiellement très favorable à l'acridien, mais sa recolonisation par l'insecte est rendue difficile par la direction des vents dominants. L'aire de densation est réduite au plateau et à la plaine côtière Karimbolo.

Ces quatre ensembles fonctionnels d'aires écologiquement complémentaires en saison chaude ne sont qu'une représentation moyenne des échanges de population en liaison avec la pluviométrie. Ils n'excluent pas des possibilités de transfert d'ailés d'un ensemble à un autre bien qu'au niveau des aires de multiplication initiale, ces événements soient peu probables. Leur individualisation complète la description de l'incidence de la réalisation de l'optimum pluviométrique sur l'évolution des populations solitaires en montrant que selon les lieux de réalisation de celui-ci, les ailés pouvant en bénéficier sont d'origine le plus souvent différente.

D. CONDITIONS PLUVIOMETRIQUES FAVORISANT L'EXPRESSION DE LA PHASE SOLITAIRE

De 1957 à 1960, puis de 1963 à 1973, le criquet migrateur est resté dans l'ensemble en phase solitaire bien que chaque année, des pullulations conduisent à des débuts de grégariation sans conséquences durables. Le maintien en phase solitaire ne peut se réaliser que si :

- la multiplication du criquet migrateur reste peu importante, ce qui entraîne le maintien d'effectifs faibles ;
- la concentration des ailés est rendue difficile et limitée dans le temps.

Il y a donc lieu de rechercher quelles sont les conditions pluviométriques contrariant d'une part la multiplication, et d'autre part le regroupement des populations solitaires.

1. Conditions pluviométriques limitant la multiplication du criquet migrateur

Plus les conditions pluviométriques sont différentes de l'optimum pluviométrique de développement et de croissance du criquet migrateur, soit par défaut (pluviosité mensuelle inférieure à 50 mm) soit par excès (pluviosité mensuelle supérieure à 150 mm) et plus la multiplication de l'insecte a de chances d'être contrariée. Les effets de l'excès de sécheresse et de l'excès d'humidité en saison chaude sur la dynamique des populations sont observés dans quatre situations précises. Pendant deux saisons des pluies consécutives, de novembre à avril, l'évolution des populations du criquet migrateur est représentée par les figures 32, 33, 34 et 35 dans trois biotopes :

1971-1972 : Savane à *Heteropogon c.* (Tranombaza), figure 32,

1971-1972 : Fourré clair à *Acacia f.* (Antsokoaky), figure 34,

1972-1973 : Fourré clair à *Acacia f.* (Antsokoaky), figure 34,

1972-1973 : Prairie de *Cynodon d.* (Antsokoaky), figure 35.

Les observations portent sur :

- la pluviosité journalière,
- le nombre d'œufs déposés par femelle à chaque ponte (valeurs individuelles et moyennes),
- la densité imaginale (nombre d'ailés par hectare),
- la densité des ailés à téguments non durcis,
- la structure des populations imaginale en désignant les caractères suivants :
 - dureté des téguments (mous ou durcis),
 - nombre de pontes effectuées (1, 2, 3 ou plus de 3),
 - état des ovocytes en croissance (vitellogenèse ou formation du chorion),
- la structure des populations larvaires en notant les cinq principaux stades : L_1 à L_5 .

Chaque individu capturé pendant 1 heure de recherche par un prospecteur est représenté par 1 mm^2 . Le système de capture étant semblable tout au long de l'année, le nombre de larves capturées à chaque prélèvement peut donc être considéré comme un indice d'abondance.

La représentation des principaux caractères des populations larvaires et imaginale permet la reconnaissance des reproductions successives. Il est donc possible d'établir pour chacune d'elles le niveau d'intervention des pluies en fonction de la situation acridienne du moment et aussi de montrer que les effets de la sécheresse peuvent alterner avec ceux de l'humidité à peu de jours d'intervalle.

a. Fin de reproduction de saison sèche (R_1)

Les ailés de la R_1 ne sont pas particulièrement âgés en cette période de l'année, ils sont cependant les derniers de cette reproduction par suite de l'étalement des durées de développements embryonnaire et larvaire. Lorsque débutent les observations en novembre, seul le stade imaginal est représenté. Les pluies ont eu peu d'influence sur les variations

Figure 32 : Évolution acridienne de novembre 1971 à avril 1972 dans une savane à *Heteropogon Contortus* à TRANOMBAZA (Plateau Mahafaly) en fonction des pluies.

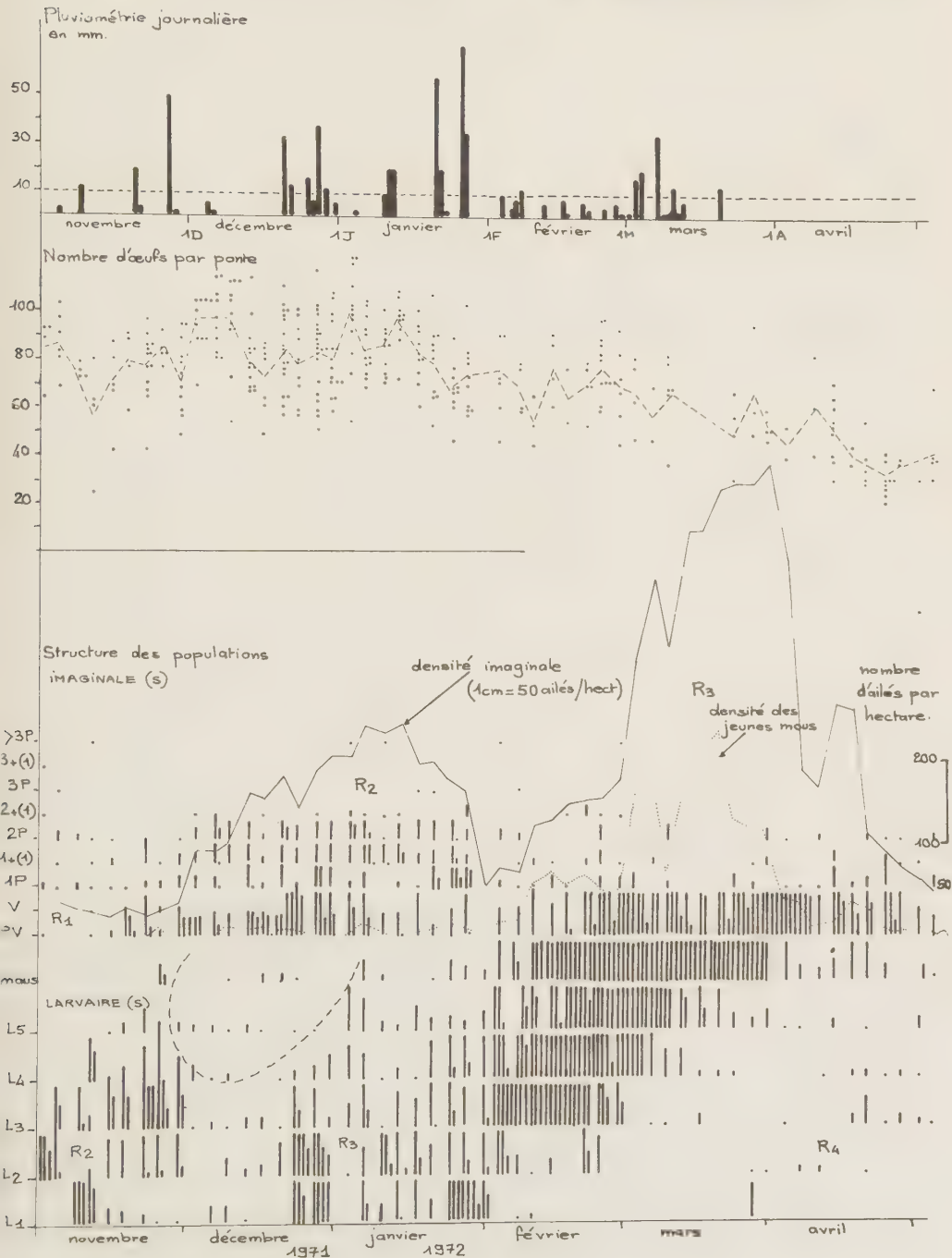


Figure 33 : Évolution acridienne de novembre 1971 à avril 1972 dans un Fourré clair à Acaciafarnesiana à ANTOKOAKY (Plateau de Bétioky) en fonction des pluies.

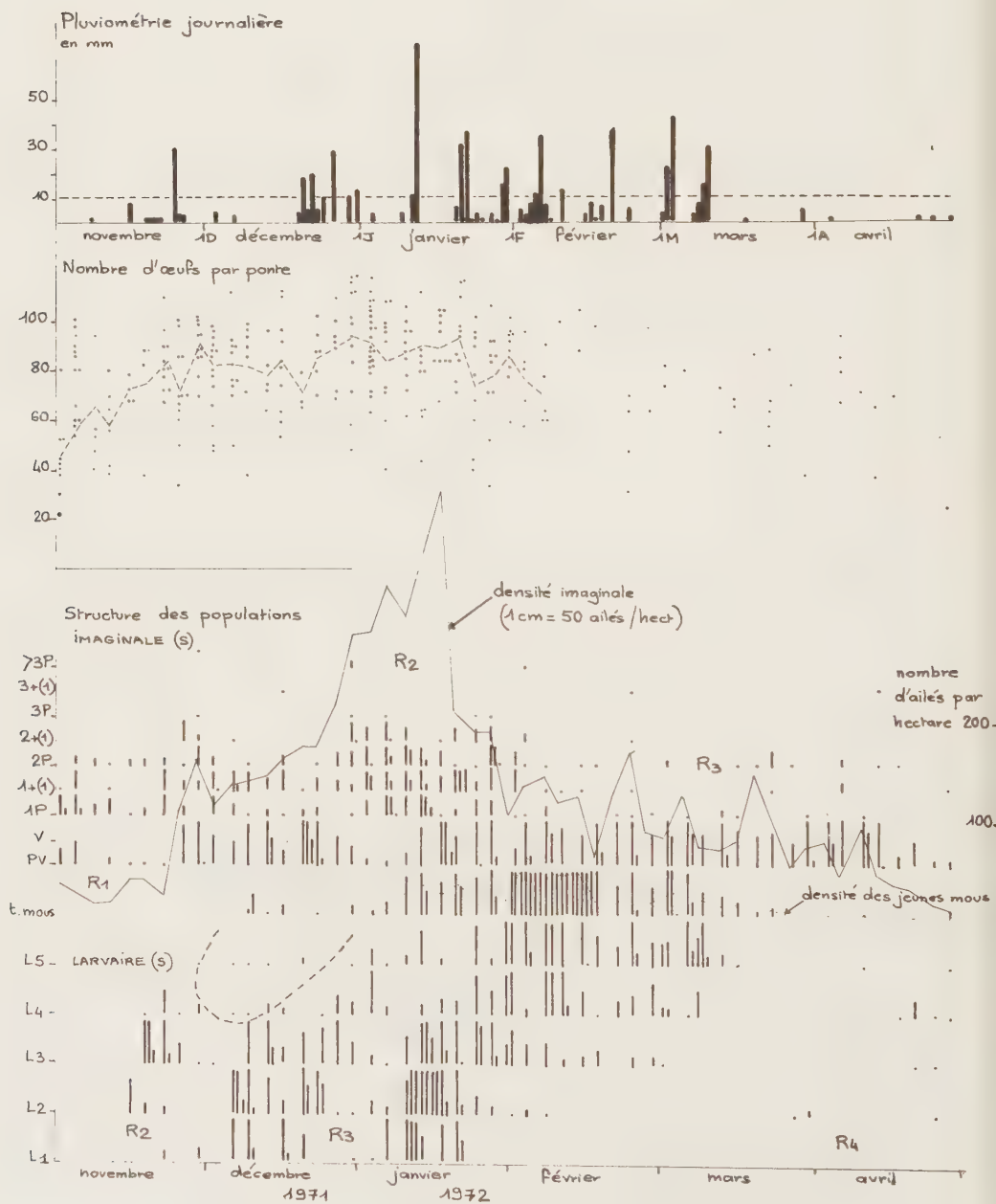


Figure 34 : Évolution acridienne de novembre 1972 à avril 1973 dans un fourré clair à *Acaciafarnesiana* à ANTOSOKOAKY (Plateau de Bédioky) en fonction des pluies.

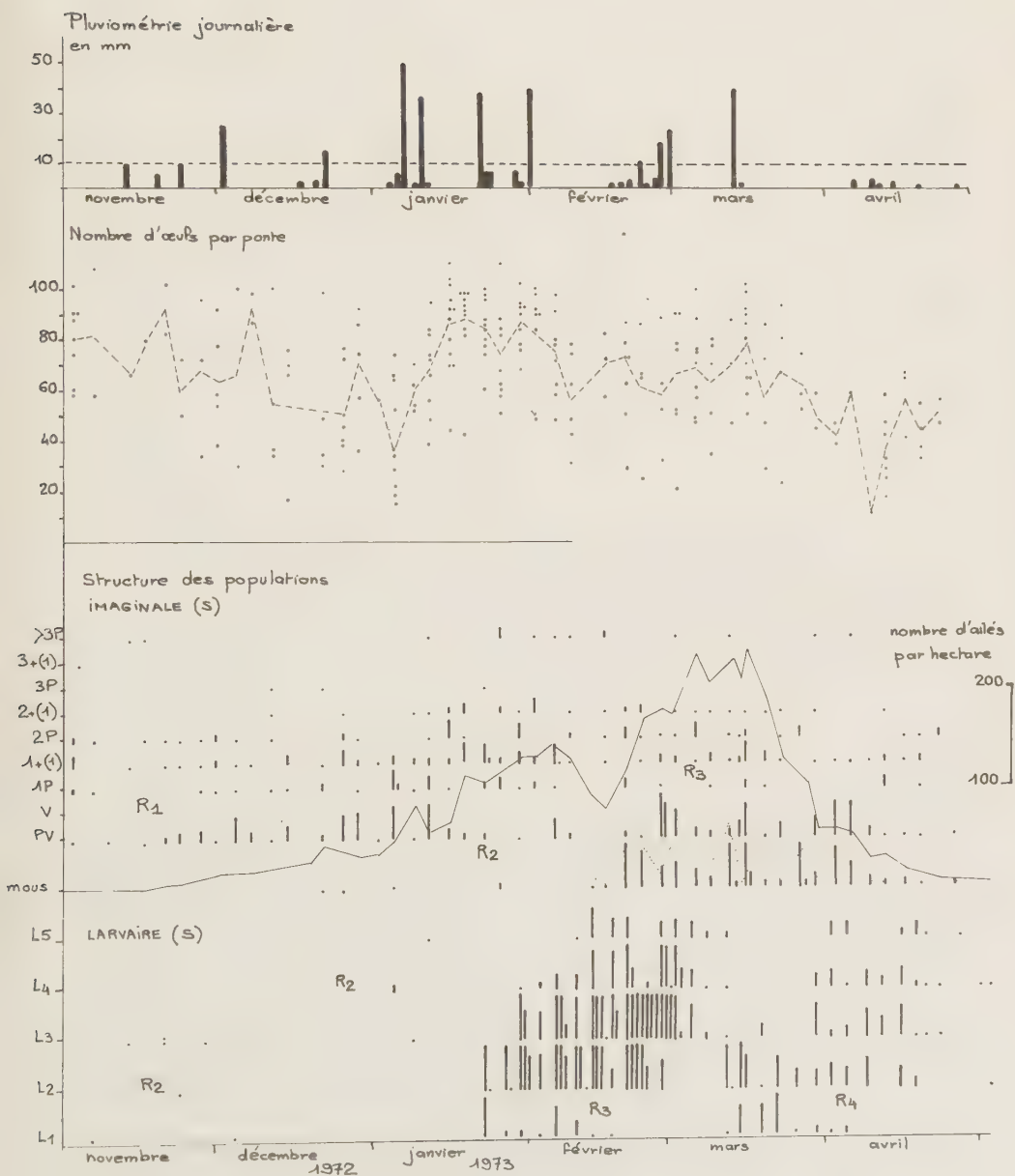
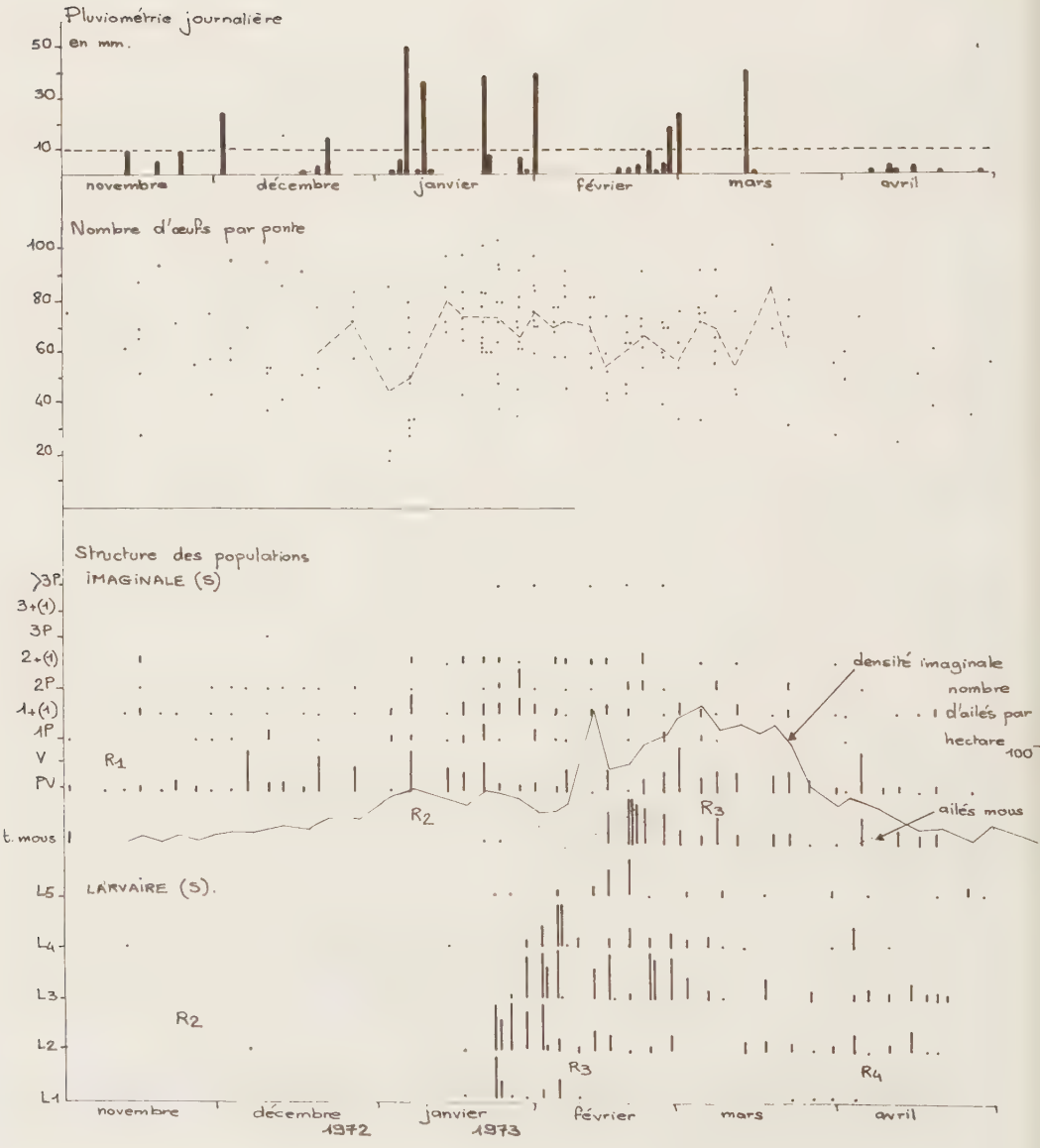


Figure 35 : Évolution acridienne de novembre 1972 à avril 1973 dans une prairie à *Cynodon dactylon* à ANTOKOAKY (Plateau de Bétioky) en fonction des pluies.



de densités en 1971 (figures 32 et 33), encore moins en 1972 (figures 34 et 35), les populations résiduelles étant très faibles. Elles sont suivies d'une augmentation temporaire du nombre d'œufs par ponte. Par contre, le nombre de pontes produites par femelle féconde ne varie pas. Il est compris entre 1,6 et 2,2 pontes par individu.

b. Première reproduction de saison chaude (R_2)

En 1971, les pluies sont suffisamment importantes pour déclencher l'éclosion des œufs dont le développement avait été interrompu par la sécheresse. Les éclosions sont abondantes à Tranombaza (figure 32) et réparties en plusieurs cohortes, tandis qu'elles le sont moins à Antsokoaky (figure 33). Pendant l'année 1972, les éclosions de la R_2 sont difficiles à détecter. Pourtant, l'évolution de la structure des populations imaginales montre que les femelles de la reproduction précédente bien que peu nombreuses ont pondu (figures 34 et 35). La mauvaise répartition des pluies a entraîné une forte mortalité embryonnaire. Dans ces conditions, la reproduction R_2 autochtone est très faible. L'évolution des cohortes larvaires en 1971 sur la savane à **Heteropogon** de Tranombaza et le fourré clair à **Acacia f.** est rapide mais fut contrariée par l'apparition d'une période sèche pendant les quinze premiers jours de décembre. Sur les figures 32 et 33, on constate la disparition de la majorité des larves des deux derniers stades. Ainsi, l'intercalation d'une période sèche d'une vingtaine de jours réduit considérablement les effets très favorables des premières pluies sur les populations larvaires en place.

En définitive, la reproduction R_2 autochtone a été faible. Cependant, elle aurait pu être assez importante si cet événement météorologique n'avait pas eu lieu. L'essentiel des aîlés R_2 est d'origine allochtone. Ils sont très abondants en 1971 (surtout dans le fourré d'**Acacia f.**, figure 33 par rapport à la savane à **Heteropogon c.**, figure 32), peu nombreux en 1972. La situation acridienne pour ces deux années consécutives apparaît très dissemblable :

- en 1971, les arrivées sont précoces, importantes et échelonnées sur une période bien délimitée ;
- en 1972, pour le même milieu étudié (Fourré à **Acacia f.**), l'évolution des densités est complètement différente : arrivées progressives, mal individualisées, de faible importance mais renforcées tardivement sur toute la période d'étude, le bilan pluviométrique est beaucoup plus faible en 1972-1973. De plus, les pluies sont espacées les unes des autres. Le milieu est certainement moins favorable en 1972-1973 qu'en 1971-1972 comme le révèle la comparaison du fonctionnement ovarien pour un même biotope aux deux saisons de pluies consécutives (figures 33 et 34). Un facteur supplémentaire est aussi à considérer : la sécheresse était générale dans tout le Sud et le Sud-Ouest ce qui explique la faible importance des populations disponibles et corrélativement, les apports peu nombreux à l'occasion des pluies. Lorsque des aîlés peuvent coloniser les stations, on remarque que chaque pluie est généralement suivie d'une augmentation importante de la densité imaginale. Par contre, en période de sécheresse relative, la densité tend à diminuer ou à augmenter moins vite. Ces faits sont vérifiés très généralement en début de saison des pluies, pendant la reproduction R_2 surtout en 1971-1972 (figures 32 et 33). L'année suivante, des variations de la densité imaginale existent aussi en fonction des pluies, mais elles sont considérablement atténuées. De plus, les aîlés colonisent préférentiellement le fourré clair à **Acacia f.** (figure 34) par rapport à la prairie de **Cynodon d.** (figure 35). Comme pour la reproduction précédente, l'effet des précipitations isolées est très net au niveau de la production des œufs. L'influence des pluies trop espacées sur l'activité génésique est maximale au bout de 5 jours (délai de réponse de la végétation ajouté à celui de l'insecte). Au delà, la valeur alimentaire de la végétation diminue à nouveau.

L'influence des pluies sur la reproduction R_2 est donc observable à tous les stades biologiques. Les fluctuations des densités de population (moment d'apparition des premiers aîlés R_2 allochtones, séquence des apports successifs, évolution de la population en place, durée

des apports) sont souvent en rapport avec l'alternance des périodes pluvieuses et des périodes sèches durant la saison chaude.

c. Deuxième reproduction de saison chaude (R_3)

En 1971, les ailés de la R_2 sont plus nombreux à Antsokoaky dans le fourré d'**Acacia f.** qu'à Tranombaza dans la savane à **Heteropogon c.** L'évolution pluviométrique est très différente pendant la deuxième partie de la saison des pluies. A Tranombaza, les pluies sont nombreuses mais d'intensités faibles en février et mars. Elles sont aussi fréquentes mais par contre beaucoup plus abondantes sur le fourré d'**Acacia f.** Si l'on compare l'évolution numérique de la R_3 des deux biotopes, (figures 32 et 33), la différence du niveau des populations est considérable d'autant que la reproduction parentale était plus importante sur le milieu où la plus faible descendance est observée.

L'étude détaillée de la structure des populations montre :

- une production d'œufs comparable ;
- des éclosions moins nombreuses dans le fourré d'**Acacia f.** que dans la savane à **Heteropogon c.**, et différemment étalées dans le temps ;
- une évolution larvaire aussi rapide dans un cas que dans l'autre, mais beaucoup moins importante dans le fourré d'**Acacia f.** même si l'on tient compte des éclosions moins nombreuses. Ceci révèle une mortalité pendant le développement larvaire, très nette à partir du 3e stade, et différente dans les deux biotopes ;
- une production de jeunes ailés beaucoup plus importante à Tranombaza qu'à Antsokoaky, ce qui est normal vis-à-vis du développement larvaire déjà décrit, mais elle est décalée dans le temps. Seules les larves qui ont une croissance rapide ont pu survivre, les autres ont disparu.

Toutes ces observations montrent que le régime pluviométrique dans le fourré à **Acacia f.** en 1971-1972 peut être considéré comme étant caractéristique d'un «excès d'humidité» c'est-à-dire contrariant la multiplication du criquet migrateur au cours d'une reproduction (rapport du nombre de descendants au nombre de parents inférieur à 1).

Si l'on compare à présent l'évolution de la 3e reproduction sur le fourré à **Acacia f.** en 1971-1972 et en 1972-1973 (figures 33 et 34) plusieurs observations peuvent être faites :

- les pluies ayant lieu au moment du développement de la R_3 sont beaucoup plus faibles en 1971 qu'en 1972 ;
- le nombre d'ailés R_2 est inférieur pendant la deuxième saison des pluies, la production d'œufs est réduite ;
- cependant, l'évolution larvaire paraît relativement réussie en comparaison des vagues d'éclosions. Le nombre d'ailés autochtones semble être de peu inférieur à celui observé en 1971 (figure 33) bien que dans ce cas le nombre de parents ait été considérablement plus élevé.

En définitive, la reproduction R_3 est un peu plus importante que la R_2 en 1972-1973, ce qui se traduit par un bilan positif à l'inverse de ce qui a été observé l'année précédente. On remarque de plus que les ailés de la R_3 en période reproductive sont plus nombreux que ceux de la même période en 1971-1972. Pour une même pluviométrie, des phénomènes analogues à ceux qui ont été décrits pour le fourré à **Acacia f.** sont observés sur la prairie de **Cynodon d.** (figure 35) bien que d'intensités plus faibles. Il semble même que le taux de multiplication R_3/R_2 soit supérieur à celui du premier biotope ce qui s'expliquerait par le maintien plus durable de l'humidité édaphique liée à la présence d'une nappe phréatique alimentée par les pluies.

d. Troisième reproduction de saison chaude (R_4)

Les aîlés de la deuxième reproduction de saison chaude en 1971-1972 ont presque tous déserté leurs biotopes d'origine, que la reproduction ait été importante (figure 32) ou faible (figure 33). La reproduction suivante s'annonce peu importante à cause du petit nombre d'œufs déposés dans le sol, d'autant que la fécondité des reproductrices est peu élevée. Les larves de la R_4 se développent en avril. L'incubation des œufs est rendue possible par les effets des dernières pluies, mais la sécheresse qui suit réduit considérablement l'effectif de la population larvaire.

La situation est très différente en 1972-1973 sur le fourré à *Acacia f.* et la prairie de *Cynodon d.* (figures 34 et 35). Le nombre des parents R_3 est resté plus important. Certains ont pondu sur place. Les larves de la 4^e reproduction apparaissent plus précocement que l'année précédente. Elles sont plus nombreuses, le développement larvaire est plus rapide et la mortalité plus faible.

Les mêmes phénomènes sont observés sur la prairie de *Cynodon d.*, mais moins nettement. La différence avec 1972-1973 pourrait s'expliquer par l'effet des pluies d'avril et mai qui ont ralenti le dessèchement des biotopes. La descendance est cependant faible.

En conclusion, il est impossible de prévoir l'évolution d'une reproduction, car le régime pluviométrique a une action considérable sur l'avenir des populations. Une légère différence dans l'intensité ou l'espacement des pluies suffit à modifier complètement le taux de multiplication d'une reproduction à l'autre. On remarque en outre que les précipitations agissent sur tous les états de développement de l'insecte, ce qui est très loin des conceptions de WINTREBERT (1973) selon lesquelles l'optimum pluviométrique serait surtout un optimum hydrique du développement des œufs. La comparaison de l'évolution acridienne pendant deux années consécutives sur le même biotope montre l'étendue des variations inter-annuelles auxquelles on doit s'attendre. La première année, les conditions étaient favorables aux aîlés de la R_2 et défavorables à leur descendance. Le phénomène est inversé l'année suivante. De la comparaison avec Tranombaza, on doit retenir que très peu de temps s'écoule entre les périodes hydriquement favorables et celles qui sont défavorables à l'espèce ce qui empêche toute prévision. De plus, il s'avère que les événements acridiens sont comparables dans deux stations soumises à un même bilan pluviométrique bien que d'amplitudes différentes. Ce fait est à la base des généralisations possibles à l'intérieur d'une même région naturelle.

Les circonstances pluviométriques limitant la multiplication des effectifs du criquet (soit par excès d'humidité, soit par excès de sécheresse) sont très variées. Parfois, il suffit d'une pluie efficace ou de quelques pluies groupées intervenant au milieu d'une période sèche en saison chaude pour transformer tout l'avenir d'une population. Ainsi par exemple, si de telles pluies avaient eu lieu vers le 6 ou 7 décembre 1971, il est très probable que la participation des populations locales à la reproduction R_2 aurait été beaucoup plus importante, la mortalité climatique larvaire étant réduite. Pour l'évolution de chaque population locale, il y a donc des périodes critiques pendant lesquelles le moment où apparaissent les pluies est déterminant. Quelques jours suffisent à changer complètement le devenir des populations.

Plus généralement, la probabilité pour que le taux de multiplication du criquet migrateur soit faible est d'autant plus grande que la pluviométrie mensuelle est éloignée de l'optimum pluviométrique, ou bien si celui-ci est réalisé, que le mois suivant soit très différent (très sec ou très humide). Dans le Sud et le Sud-Ouest, c'est fréquemment l'intercalation d'un mois sec qui provoque en saison chaude les effets les plus importants sur les populations solitaires. Les conditions pluviométriques limitant la multiplication du criquet migrateur et par contre-coup favorisant le maintien en phase solitaire varient à l'infini. La seule condition majeure est de ne pas réaliser, sauf pour une très courte période, des conditions hydriques où le criquet migrateur peut trouver son optimum écologique. Cette première condition facilite l'expression de la phase solitaire mais elle est insuffisante car il faut aussi que les aîlés ne puissent pas se rassembler en grand nombre sur des surfaces privilégiées.

2. Conditions pluviométriques limitant les risques de concentration des ailés

Les circonstances pluviométriques limitant les risques de concentration des ailés doivent être considérées sous deux plans distincts selon qu'elles sont envisagées dans l'espace ou dans le temps.

a. Conditions spatiales

Trois facteurs de réalisation pluviométrique sont considérés : l'importance des surfaces soumises à l'optimum pluviométrique du criquet migrateur, leur répartition et leur distribution (homogène ou hétérogène).

Pour empêcher le regroupement des ailés, l'optimum pluviométrique ne doit être réalisé nulle part, dans des sites difficiles à atteindre ou sur des surfaces très étendues. Ces possibilités ne sont contradictoires qu'en apparence :

- si l'optimum pluviométrique n'est réalisé nulle part, il n'y a pas de zones particulièrement attractives et donc les ailés se dispersent uniformément sur l'ensemble du territoire en fonction des conditions de vents. En réalité, en cas d'hyperhumidité, les ailés tendent à s'accumuler dans les zones les moins humides et dans les sites où les biotopes sont les plus diversifiés. En cas d'hypersiccité, ils se regroupent dans les zones restées humides et peuvent subir une densation. Cependant, la mortalité est alors très importante et la persistance locale de l'humidité ne suffit pas au maintien des densités suffisantes pour que la transformation phasaire s'accomplisse complètement ;
- si l'optimum est réalisé dans des sites difficilement accessibles par exemple pour des raisons aérologiques, (direction du vent en basses couches) ou thermiques, celui-ci n'a qu'une valeur potentielle sans influence réelle sur la dynamique des populations ;
- si l'optimum concerne de très grandes surfaces, elles seront identiquement attractives du point de vue hydrique (sauf si l'eau de précipitation est redistribuée inégalement selon la topographie et la qualité des sols) et les ailés tendent à se disperser au sein de cette aire. La situation ne doit pas se prolonger pendant plus d'un mois, sinon les risques de multiplication deviennent plus élevés.

Le lieu où l'optimum pluviométrique se réalise est également très important. Pour favoriser la dispersion des ailés, il est préférable qu'il apparaisse en milieu ouvert, c'est-à-dire dans l'aire de multiplication initiale ou dans l'aire transitoire de multiplication. S'il se réalise dans l'aire de densation, les risques d'augmentation de densité par suite des restrictions des surfaces multiplient les chances d'atteindre un seuil densitaire critique à partir duquel se déclenche la grégarisation. Aussi, est-il important que la régulation des populations ait lieu dans cette aire par hypersiccité (l'hyperhumidité n'est pas possible sur toute cette aire), ce qui se traduit dans l'ensemble du Sud et du Sud-Ouest par une pluviométrie inférieure à la normale. Dans ce sens, les années relativement sèches sont donc favorables au maintien de la phase solitaire. De surcroît, il est préférable que les surfaces concernées par l'optimum pluviométrique ne correspondent pas à des régions naturelles favorables à la multiplication de l'acridien (Plateau de Fotairevo) mais plutôt à des régions moins attractives (pourtours de la pénéplaine de Bekily-Fotairevo, forêt de Sakaraha...).

Enfin, il est important que l'optimum pluviométrique se réalise sur plusieurs zones différentes plutôt que sur une seule. En effet, la fragmentation de réalisation de l'optimum pluviométrique crée plusieurs « pôles d'attraction » pour le criquet migrateur et ainsi divise les effectifs d'ailés. Ceux-ci rejoignent toujours la première zone réalisant des conditions optimales et tendent à se sédentariser. Les chances d'obtenir une densation importante des ailés sont donc plus faibles qu'en cas d'apparition de l'optimum pluviométrique dans une seule zone à condition que le vent en permette la colonisation.

b. Conditions temporelles

L'efficacité maximale de l'optimum pluviométrique est limitée à la période chaude. Le moment de réalisation a une très grande importance pour les populations solitaires. S'il se réalise en début de saison des pluies, il est favorable au criquet migrateur sur les trois aires et plus particulièrement sur l'aire de multiplication initiale où les ailés sont généralement les plus nombreux. Son apparition locale dans l'aire transitoire de multiplication et dans l'aire de densation bien avant la période habituelle de saison des pluies peut être sans conséquence durable. Les risques de sécheresse consécutive sont d'autant plus grands que les pluies locales sont plus précoces.

Au moment où les ailés de la R_2 deviennent aptes au vol, généralement en fin novembre sur l'aire initiale de multiplication, il y a une période de dix jours où les précipitations ont un rôle décisif. Elles permettent si elles deviennent brutalement trop abondantes d'observer une fuite massive du milieu en direction de zones moins humides, telle l'aire de densation ou au contraire une dispersion progressive des ailés si l'optimum pluviométrique est réalisé. Les risques de densation sont donc limités si cet optimum se maintient à l'intérieur des terres en saison des pluies.

En fin de saison des pluies, il perd beaucoup de sa signification du moins pour les larves et pour les ailés par suite de la plus faible capacité de réponse de la végétation dans l'aire de multiplication initiale et l'aire transitoire de multiplication. Par contre, il est susceptible d'être suivi d'effets importants sur l'aire de densation où la végétation peut répondre rapidement à tout apport hydrique, même faible. Cependant, les vents dominants à cette époque de l'année empêchent souvent les ailés de rejoindre cette aire. D'ailleurs, les effectifs diminuent considérablement sur l'ensemble du Sud et du Sud-Ouest.

Ainsi, les risques de concentration des ailés sont réduits si l'optimum pluviométrique n'apparaît pas au milieu de la saison des pluies sur l'aire de densation. Mais il faut aussi noter qu'il ne doit pas se maintenir longtemps sur une même aire, quelle qu'elle soit. Il est facile de concevoir que plus les conditions hydriques restent longtemps favorables et plus le criquet migrateur a de chances de se multiplier d'une façon importante.

En conclusion, les conditions pluviométriques empêchant l'accumulation ou le regroupement des ailés sont très variées mais il est essentiel que l'optimum pluviométrique ne se réalise pas dans l'aire de densation pendant plusieurs mois consécutifs en saison chaude car les densités peuvent devenir trop importantes pour rester compatibles avec le maintien à l'état solitaire. Les conditions pluviométriques doivent donc être en opposition de phase par rapport à l'évolution du criquet migrateur, et les plus éloignées possible de l'optimum pluviométrique de développement. Ces situations sont fréquentes puisque les périodes de rémission sont observées dans des conditions pluviométriques très variées.

CONCLUSIONS

L'importance de l'optimum pluviométrique pour préciser les conditions privilégiées concernant au développement des populations solitaires permet de dégager les principaux caractères du cycle biologique annuel du criquet migrateur à Madagascar tout en laissant une large place aux variations interannuelles. Dans ce schéma, l'individualisation des reproductions, le déplacement des ailés et la réussite de chaque reproduction sont énoncés pour une année pluviométriquement moyenne. Une approche quantitative de l'étude des populations solitaires est tentée dans le Sud et le Sud-Ouest pour une période de 8 ans (1965-1972). Il est intéressant de constater que l'évolution saisonnière est généralement la même : augmentation d'effectifs d'octobre à mars, diminution de mars à octobre. L'amplitude des variations va du simple au double certaines années. Il est impossible de prévoir l'avenir des populations d'une année à l'autre et même d'une saison des pluies à la saison sèche suivante.

Dans chacune des aires du criquet migrateur du Sud et du Sud-Ouest, l'évolution des populations solitaires montrent certaines caractéristiques stables :

- dans l'aire de multiplication initiale, l'augmentation des effectifs est plus précoce qu'ailleurs en saison chaude et l'apparition de jeunes ailés s'explique par l'évolution des populations en place, bien qu'il ne soit pas impossible que des ailés venant du Nord renforcent les effectifs locaux. En pleine saison des pluies, la croissance se ralentit et parfois un petit accroissement est observé à l'entrée de la saison sèche traduisant des arrivées d'ailés. La densité des acridiens en saison sèche est généralement supérieure à celle des autres aires ;
- dans l'aire transitoire de multiplication, la période de croissance numérique est plus limitée dans le temps. La première reproduction de saison chaude est essentiellement formée par des immigrants. Les variations interannuelles sont fortes ainsi que les variations inter-saisonnières ;
- dans l'aire de densation, l'augmentation des effectifs est tardive et traduit des arrivées d'ailés allochtones. Pour les années considérées, les effectifs sont assez faibles puisque cette aire est caractérisée par une restriction de surface. Néanmoins, par ses caractéristiques structurales, cette aire est potentiellement très favorable à la multiplication du criquet migrateur dans des situations météorologiquement très rares.

Ces aires sont agencées en quatre ensembles fonctionnels dans le Sud. Chacun d'eux présente une originalité particulière en fonction de la complémentarité des aires dont ils sont formés et par conséquent de l'origine la plus probable des populations au cours des déplacements saisonniers.

L'expression de la phase solitaire est facilitée si les circonstances pluviométriques maintiennent des densités relativement faibles et limitent les risques d'accumulation des ailés. Pour montrer la complexité de l'action alternative des pluies et de la sécheresse, quatre situations précises pendant deux saisons des pluies consécutives ont été examinées reproduction par reproduction. Il en ressort qu'il est impossible de prévoir l'avenir d'une reproduction même en connaissant parfaitement les caractéristiques de la reproduction précédente, ce qui prouve l'importance des pluies sur la dynamique des populations solitaires. En général, les situations pluviométriques éloignées de l'optimum sont les plus favorables au maintien du criquet migrateur en phase solitaire. Les risques d'accumulation des ailés sont limités pour certaines conditions pluviométriques qui, en définitive, consiste à ne pas réaliser l'optimum pluviométrique plusieurs mois consécutifs sur l'aire de densation.

Ainsi, la notion d'optimum pluviométrique permet de comprendre les événements importants de l'évolution acridienne en phase solitaire bien que localement, l'effet des précipitations soit nuancé en fonction du moment, du lieu et de leurs caractéristiques propres (intensité — quantité) ainsi que de celles des populations acridiennes concernées.

IV – ROLE DE L’OPTIMUM PLUVIOMÉTRIQUE DANS LE DÉCLENCHEMENT DE LA GRÉGARISATION

La réalisation de l’optimum pluviométrique nous a paru être indiscutablement un **facteur de pullulation** pour le criquet migrateur en phase solitaire, et à ce titre, il intervient dans la préparation de la grégarisation. Mais son rôle peut devenir, dans certaines circonstances, celui d’un véritable **facteur de grégarisation**. Pour le démontrer, nous rappellerons en premier lieu les trois phénomènes phasaires fondamentaux : la grégarisation, le maintien en phase grégaire et la dégrégarisation. Chacun de ces évènements implique des conditions biométéorologiques très différentes pour se réaliser, c’est pourquoi l’optimum pluviométrique n’a pas la même signification écologique. Son rôle dans le déclenchement de la grégarisation est mis en évidence par rapport à l’ensemble des autres conditions agissant sur la transformation phasaire ; nous considérerons successivement les facteurs statiques et les facteurs dynamiques de densation. Par suite de la complémentarité de ces deux types de facteurs, les possibilités de grégarisation sont limitées à la fois dans le temps et dans l’espace pendant des années pluviométriquement particulières. L’ensemble de ces considérations nous amènera à établir le schéma général de la grégarisation dans lequel la place de l’optimum pluviométrique sera précisée. La validité de ce schéma pourra être contrôlée au moyen de l’interprétation des deux derniers départs d’invasion, des pullulations et des grégarisations exceptionnelles, de l’évolution probable des facteurs écologiques dans un avenir proche et de la sécurité qu’il présente pour rendre compte de la plupart des observations effectuées dans le passé. Enfin, nous serons amenés à proposer un système d’avertissement antiacridien fondé sur une application concrète de la notion d’optimum pluviométrique.

A. DISTINCTION ENTRE LES NOTIONS DE GRÉGARISATION, DE MAINTIEN EN PHASE GRÉGAIRE ET DE DÉGRÉGARISATION

La grégarisation désigne le passage de la phase solitaire à la phase grégaire par des formes intermédiaires : **transiens congregans**. Inversement, la dégrégarisation consiste dans le passage de la phase grégaire à la phase solitaire (formes transitoires : **transiens dissocians**). Le maintien en phase grégaire est la multiplication persistante des grégaires sans que ceux-ci tendent à redevenir solitaires.

1. Grégarisation.

La transformation phasaire complète dans le sens solitaire à grégaire est un évènement rare à l’échelle de Madagascar. Depuis 1916, trois départs d’invasion seulement ont été enregistrés bien que chaque année des pullulations locales provoquent des transitiformations sans aboutir à la grégarisation complète. Aussi, est-il primordial de rechercher les facteurs qui doivent agir simultanément pour permettre la grégarisation et montrer quelle place occupe le facteur pluviométrique parmi eux. Ce sera le thème principal d’étude de ce chapitre.

2. Maintien en phase grégaire

Dans la mesure où les formations grégaires sont d’autant plus faciles à obtenir que les effectifs sont nombreux, on peut admettre que plus l’optimum pluviométrique est persistant, plus les chances d’observer un maintien de la phase grégaire sont grandes.

Cependant, lorsqu’une invasion généralisée est commencée, elle peut se poursuivre de nombreuses années consécutives sans faiblir (1880 à 1888, 1899 à 1904, 1909 à 1915, 1921 à 1929, 1939 à 1957, 1960 à 1962) sur des territoires plus étendus et plus diversifiés que ceux des solitaires. Dans le premier chapitre, nous avons montré que la dépendance des grégaires vis-à-vis des facteurs du milieu est plus faible, notamment pour la température et l’humidité de l’air. De plus, de très nombreux caractères biologiques distinguent les deux phases (UVAROV, 1921, 1928 et 1966). Du point de vue comportement, les grégaires se

caractérisent par leur aptitude à vivre groupés et à maintenir activement le groupement (bandes ou essaims) malgré l'aspect dispersif des paysages. Aussi, le maintien de la phase grégaire ne requiert pas de conditions météorologiques particulières tant que les effectifs sont assez nombreux. Il est favorisé par la diversité des conditions pluviométriques dans son aire d'habitat ce qui augmente leurs chances de trouver au moins en une région de l'île des conditions compatibles avec la survie de l'espèce. La réalisation de l'optimum pluviométrique plusieurs mois consécutifs en saison chaude sur l'aire de densation n'est pas indispensable, bien qu'elle soit éventuellement favorable à la multiplication des individus, car les capacités de survie des grégaires aux conditions fraîches et sèches sont plus développées que celles des solitaires.

3. Dégrégarisation.

Quelles que soient la durée des invasions et l'action de la lutte entreprise par l'homme (importante seulement durant les dernières décennies), la degrégarisation se produit essentiellement sous l'action de facteurs climatiques. L'affaiblissement de la phase grégaire a lieu de deux façons :

- réduction des effectifs (années particulièrement pluvieuses ou particulièrement sèches) ; les grégaires dépendent du facteur pluviométrique comme les solitaires bien qu'ils manifestent une plus grande résistance à la sécheresse ;
- fragmentation des pullulations (isolement géographique, météorologique, absence de zones de convergence des vents). Les facteurs biologiques de destruction tels que parasitisme, prédatisme et maladies ont une action locale dont l'importance ne se manifeste généralement que sur les aires limites de dispersion des grégaires (Versant Est de l'île).

Deux exemples de fin d'invasion sont connus : l'un en 1956-1957 et l'autre en 1961-1962.

En 1956-1957, au terme de 11 années d'invasion généralisée, les événements suivants se sont succédés :

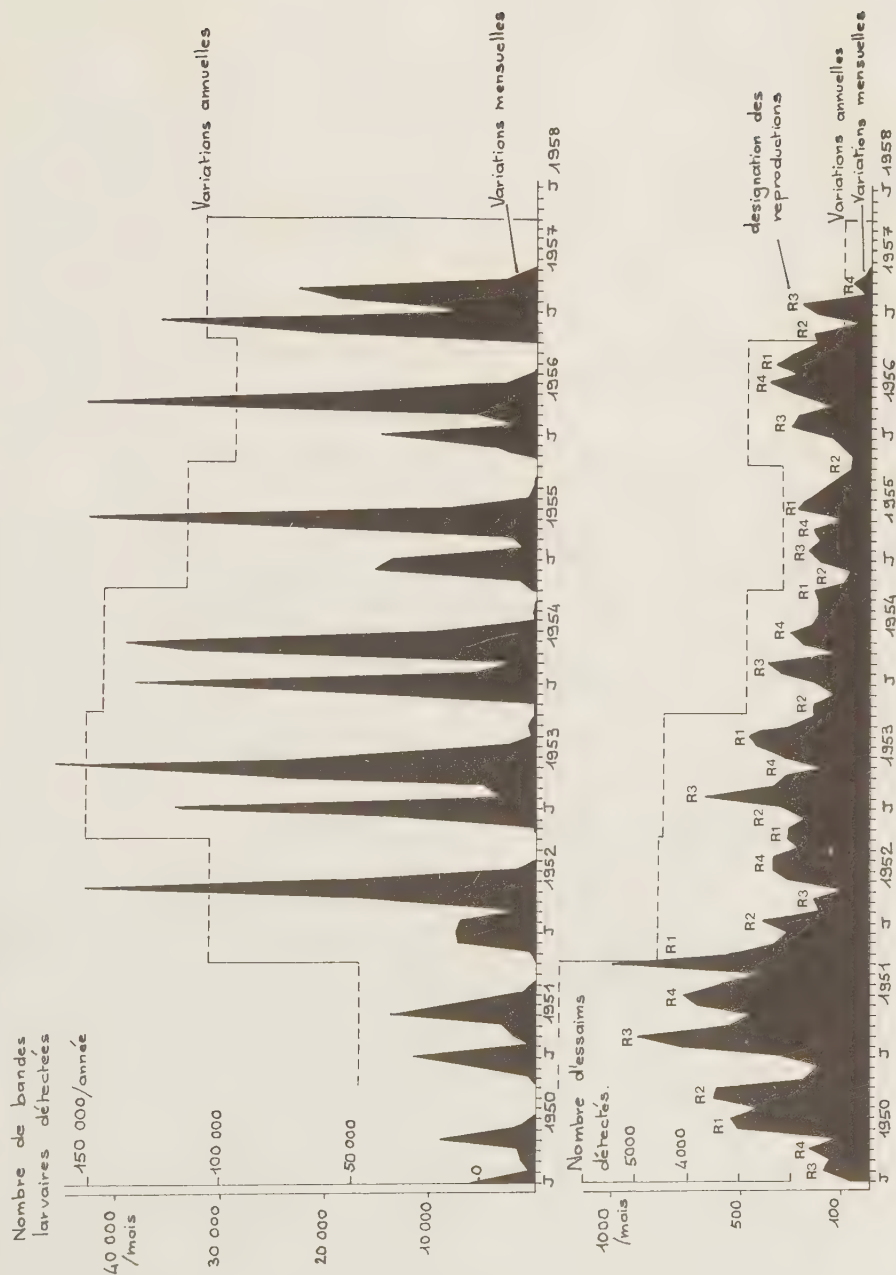
- pullulations rares dans le Sud et le Sud-Ouest de l'île,
- déplacement des essaims du Nord-Ouest vers le Sud en début de saison des pluies 1955-1956,
- regroupement des essaims en provenance du Nord-Ouest et du Nord vers l'Ouest en début 1956 grâce à une série de dépressions tropicales et de cyclones,
- peu de pullulations dans le Sud-Ouest. Les essaims formés ne remontent pas vers le Nord-Ouest. En conséquence : regroupement de l'essentiel de l'activité acridienne dans le Sud et le Sud-Ouest en fin 1956,
- déclin des pullulations en 1957 dans le Sud-Ouest. Absence de nouvelles pullulations dans le Nord-Ouest.

L'effort de lutte a probablement contribué à précipiter la fin du fléau. Néanmoins, rien n'annonçait un tel devenir les années précédentes (figure 36) et ceci, en dépit de nombreuses opérations de lutte terrestres et aériennes. Il a donc fallu une série de circonstances particulières pour arrêter l'invasion. Par exemple, l'intercalation d'un mois très sec au milieu de la saison des pluies ou bien un arrêt brutal des pluies bien avant l'installation normale de la saison sèche, constitue un frein très efficace à l'expansion des populations.

En 1962, les formations grégaires se sont sédentarisées dans l'aire de multiplication initiale en fin de déplacement sans rejoindre le Nord-Ouest ni l'aire de densation à la saison des pluies suivante. Deux événements se sont produits simultanément :

- faible multiplication des populations grégaires en place,
- absence de nouvelles pullulations dans le Sud et le Sud-Ouest.

Figure 36 : Variations mensuelles et annuelles de l'importance des pullulations larvaires et imaginaires du criquet migrateur malgache de janvier 1950 à janvier 1958.



L'effet du déficit pluviométrique a été renforcé par la lutte chimique, ce qui a hâté la fin de l'invasion.

La dégrégarisation exige donc des conditions très particulières :

- rassemblement des essaims sur une seule aire restante devenue favorable,
- impossibilité de dispersion de ces essaims,
- déclin des populations grégaires par suite d'une année pluviométriquement très différente de la moyenne (trop sèche ou trop humide).

Il est important de souligner que l'arrêt des invasions est largement facilité par l'interruption des échanges entre le Sud-Ouest et le Nord-Ouest. Les essaims formés au Sud restent cantonnés dans le Sud-Ouest (1956 et 1961), les essaims venant du Nord ne rejoignent pas l'aire de densation (1956 et 1962). Il suffirait que les grégaires parviennent à l'aire de densation dans des conditions pluviométriquement optimales pour que l'invasion soit réalimentée.

Tous les effets du facteur pluviométrique sur le maintien en phase grégaire, et la dégrégarisation sont parfaitement explicables d'après l'ensemble des observations déjà rapportées. Seule la grégarisation mérite une étude spéciale car les modalités d'intervention de l'optimum pluviométrique sont beaucoup plus particulières.

B. CIRCONSTANCES BIOMÉTÉOROLOGIQUES NÉCESSAIRES A UN DÉPART D'INVASION

Un départ d'invasion est caractérisé par l'apparition brusque de formations grégaires après plusieurs années de rémission du fléau pendant lesquelles, les populations sont en phase solitaire. D'eux-mêmes, les ailés solitaires n'ont pas tendance à se regrouper sinon au moment des accouplements et de la ponte. L'interattractivité des reproductrices est faible et coïncide souvent avec la recherche des biotopes convenables au dépôt des oothèques (WINTREBERT, 1970). Or, l'augmentation de la densité imaginale est la première condition pour que la grégariaptitude puisse s'exprimer. Il y a donc lieu de distinguer, d'une part les facteurs statiques de densation (éléments stables du milieu qui facilitent l'accumulation des ailés), d'autre part les facteurs dynamiques d'ordre biométéorologique interférant avec eux.

1. Facteurs statiques de densation.

Les trois derniers départs d'invasions (1923-1938 à 1940 et 1961) ont eu lieu dans le Sud-Ouest de l'Ile et plus particulièrement dans le Sud - Sud-Ouest. Les premières signalisations faites sur les formations grégaires concernent le pays Mahafaly en 1923 (ZOLOTAREVSKY, 1930), le pays Karimbolo en 1938 (FRAPPA in TETEFORT, 1953), et l'ensemble des plaines et plateaux Mahafaly et Karimbolo en 1961 (TETEFORT, 1966).

Parmi les trois aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude dont nous avons donné une description complète dans le deuxième chapitre (aire de multiplication initiale, aire transitoire de multiplication et aire de densation), l'aire de densation est celle qui possède les caractéristiques les plus favorables à l'augmentation des densités :

- restriction des surfaces colonisables,
- stations acridiennes d'aspect fermé, fréquemment compartimentées de surcroît par des haies (type clairière),
- rudéralisation souvent importante,
- lieux d'aboutissement des voies privilégiées de déplacement des ailés solitaires en début de saison des pluies,
- nature sableuse du sol évitant la destruction des œufs par hyperhumidité,

- rapidité de réponse de la végétation aux précipitations pendant toute l'année (la température dépasse généralement le seuil thermique de développement),
- faible hauteur des formations herbeuses (pelouses pour l'essentiel) favorisant les relations interindividuelles dans un espace à deux dimensions. Par contre, dans l'aire de multiplication, la plus grande hauteur de la végétation forme un espace à trois dimensions renforçant l'isolement sensoriel des individus les uns par rapport aux autres.

L'optimum pluviométrique agit sur quelques unes de ces caractéristiques :

- augmentation de la valeur nutritive des formations herbacées, surtout dans les milieux rudéralisés,
- approvisionnement du sol en eau pour le développement des œufs. Une pluviométrie mensuelles de 50 à 150 mm n'est pas souvent réalisée par une répartition régulière des pluies dans le temps et donc chaque période de sécheresse synchronise le stade évolutif par arrêt du développement embryonnaire à une étape privilégiée. Sur sol sableux, la teneur en eau dépend essentiellement du renouvellement des pluies, c'est pourquoi ce facteur agit au niveau du déclenchement des éclosions,
- accroissement de la production primaire de la végétation. L'arrivée des ailés coïncide avec l'apparition des pluies ; leur domaine d'évolution a d'abord deux dimensions (pelouse rase et ouverte) puis trois avec la formation des repousses et des inflorescences. Mais nous savons que le choc densitaire subi par les ailés à leur arrivée est le plus décisif pour déterminer les caractères de leur descendance (LAUNOIS M., 1974a).

L'aire de densation a donc des caractéristiques écologiques très importantes à considérer par rapport aux autres aires. Cependant, nous avons noté dans le troisième chapitre que les populations ne sont pas plus importantes par unité de surface. On a pu en conclure que les apports d'ailés en début de saison des pluies sont généralement faibles car l'effet de densation n'est pas apparent. Il nous faut donc examiner dans quelles circonstances particulières, cette aire **potentiellement très favorable à la densation** devient le lieu privilégié de la grégation.

2. Facteurs dynamiques de densation.

Normalement, l'aire de densation ne fonctionne pas comme une aire de grégation parce que les densités atteintes sont insuffisantes en dépit des caractères statiques remarquables de cette aire comme nous venons de le constater.

Pour que la transformation phasaire se déclenche dans le sens du passage de l'état solitaire vers l'état grégaire, il faut donc une accumulation d'événements dont chacun peut être une cause d'échec de ce phénomène. Nous allons étudier la conjoncture de ces circonstances dans un cadre dynamique pour bien montrer que chaque événement pris isolément est simple mais que la réalisation simultanée de tous suppose des coïncidences très exceptionnelles entre le criquet migrateur et son milieu.

Les principales étapes de la grégation sont les suivantes :

- accroissement brutal de la densité des ailés solitaires,
- sédentarisation relative des parents,
- groupement des pontes et synchronisation du développement embryonnaire,
- agrégation des larves,
- maintien de la cohésion au moment de la constitution des essaims primitifs,
- renforcement de la grégation.

a. Accroissement brutal de la densité des ailés solitaires.

D'après nos observations personnelles et par conversion des indices d'abondance des ailés indiqués dans les documents d'archives en densités par hectare (utilisation d'un coefficient de correction variant en fonction des phytocénoses), la densité critique à partir de laquelle se manifestent durablement les processus de transformation phasaire est de l'ordre de 2000 ailés de phase solitaire par hectare. Une telle densité ne peut jamais être atteinte dans aucune partie de l'aire d'habitat du criquet migrateur à partir des populations locales au début de la saison des pluies. En effet, la probabilité de réalisation de l'optimum pluviométrique plusieurs mois consécutifs est très faible et la multiplication d'une reproduction à la suivante dépasse rarement un facteur 5. Or, comme le niveau des populations à la fin de saison sèche est très bas, les densités imaginaires de la première reproduction de saison chaude sont au maximum de l'ordre de quelques centaines d'ailés par hectare. Dans ces conditions, il serait très difficile d'atteindre la densité critique avant 2 ou 3 reproductions successives c'est-à-dire à la fin de la saison des pluies dans l'hypothèse où les circonstances pluviométriques resteraient constamment favorables. L'apparition de la saison sèche empêcherait alors tout début de grégation. De plus, le bénéfice d'accroissement pendant une saison chaude n'est pas reconduit la saison suivante pour les solitaires comme nous avons déjà pu le constater dans le troisième chapitre. Nous verrons plus loin qu'il en va autrement si la phase grégaire est atteinte même sur des populations de faible importance relative. Quoi qu'il en soit, il apparaît que la grégation à partir de populations locales supposées sédentaires serait impossible dans les conditions climatiques actuelles.

Chaque année, les ailés solitaires se déplacent vers la côte Sud - Sud-Ouest. MULLER (1972) et DARNHOFFER (1973c) ont établi que les vents dominants dans le Sud et le Sud-Ouest entre novembre et avril-mai, donc en saison des pluies, ne permettent pas aux ailés de se déplacer dans une autre direction. Ainsi, les ailés solitaires tendent à s'accumuler obligatoirement sur l'aire de densation. Comme nous avons pu le constater dans le chapitre précédent, les apports d'ailés sont généralement faibles en période de rémission aussi, les insectes ne subissent pas généralement un choc densitaire sur l'ensemble de l'aire malgré toutes les caractéristiques déjà énoncées pour celle-ci. En conséquence, les circonstances amenant le rassemblement massif des ailés solitaires sur l'aire de densation sont très particulières :

- des populations d'ailés beaucoup plus importantes et plus disponibles qu'elles ne le sont généralement,
- des événements météorologiques entraînant l'accumulation brutale des ailés sur l'aire de densation en début de saison des pluies.

Pour atteindre la densité critique (seuil minimum : 2000 ailés par hectare) sur l'aire de densation, les futurs émigrants doivent être préalablement nombreux dans l'aire de multiplication initiale et éventuellement l'aire transitoire de multiplication. Les populations locales déjà en place dans l'aire de densation peuvent aussi apporter une contribution importante si elles sont exceptionnellement abondantes. Ces deux conditions sont réalisées différemment :

- les ailés sur l'aire de multiplication initiale seront nombreux si la saison des pluies précédente a été très favorable à la multiplication des populations dans cette aire (maintien de l'optimum pluviométrique) et si la saison sèche est peu marquée (condition de reconduction du bénéfice d'accroissement). En outre, des pluies précoces sur cette aire entraînent une croissance numérique appréciable des populations autochtones,
- le maintien de populations importantes sur l'aire de densation est observé, d'après TETFORT et WINTREBERT (1966), si la saison fraîche est relativement humide.

Selon DARNHOFFER (1972), deux types de situations météorologiques sont possibles pour expliquer les apports importants de population sur l'aire de densation :

- le Sud-Ouest de Madagascar subit l'influence de la partie antérieure d'une dépression tropicale. Venant du secteur Ouest à Nord, la trajectoire du centre de la dépression doit se trouver dans une région comprise entre 40-45° Est et 20-25° Sud,

- un creux dépressionnaire accompagné d'un front froid relativement fort s'approche du Sud-Ouest de l'Ile (situation synoptique Ib et IIb selon DUVERGÉ).

En réalité, l'efficacité de ces événements météorologiques dépend beaucoup du moment où ils vont se produire. Pour que de nombreux ailés soient concernés, il est essentiel qu'ils surviennent environ huit à dix jours après les vagues d'émergence qui sont en général abondantes en fin novembre - début décembre. Ces dates dépendent du moment d'apparition des premières pluies efficaces sur l'aire de multiplication initiale, et du temps nécessaire au développement d'une reproduction. Si les événements météorologiques facilitant les déplacements sont en phase avec la période de disponibilité optimale du criquet migrateur en R_2 , les apports d'ailés sur l'aire de densation sont considérables. Tout décalage (retard ou avance par rapport aux ailés) entraîne des effets intermédiaires se traduisant par des arrivées d'ailés moins nombreuses sur l'aire de densation et échelonnées dans le temps. La coïncidence **nécessaire** entre l'évolution météorologique et celle du criquet migrateur montre à quel point les déplacements massifs d'ailés sont des événements rares.

Le mouvement des populations solitaires en direction du Sud - Sud-Ouest est très apparent si la pluviométrie devient trop forte dans l'aire de multiplication initiale et dans l'aire transitoire de multiplication, alors qu'elle est optimale dans l'aire de densation.

Pour en donner un exemple, nous avons choisi de comparer les déplacements des ailés dans le Sud et le Sud-Ouest pendant deux saisons des pluies successives, la première d'octobre 1959 à mars 1960, la seconde d'octobre 1960 à mars 1961. Un départ d'invasion a eu lieu pendant la deuxième année. Les déplacements des populations imaginaires de type solitaire sont reconstitués à partir d'une étude attentive des signalisations d'archives en notant les coïncidences entre les départs et les arrivées d'ailés en fonction de chaque secteur de surveillance. Dans tous les cas, seuls les mouvements les plus importants sont notés et systématiquement, l'aire la plus probable des départs d'ailés est choisie la plus proche de l'aire d'arrivée lorsque plusieurs possibilités sont offertes. La figure 37 regroupe les cartes isohyètes tracées par DARNHOFER (1973d) pour la période étudiée ; la zone dont la pluviométrie mensuelle correspond à l'optimum pluviométrique du criquet migrateur : 50 à 100 (150) mm est soulignée. En surimposition, les déplacements des ailés sont indiqués par des flèches afin de comparer facilement ceux-ci avec l'évolution pluviométrique mensuelle.

Il apparaît très clairement, en examinant l'avance des populations d'octobre 1959 à septembre 1960 puis d'octobre 1960 à mars 1961 que la position mensuelle de l'optimum est très différente pour chaque mois considéré. En 1959-1960, les ailés se déplacent en début de saison des pluies de l'aire de multiplication initiale vers l'aire transitoire de multiplication, très peu atteignent la partie sud de l'aire de densation. Un retour vers l'intérieur des terres est amorcé en mars 1960. Par contre, en 1960-1961, les ailés atteignent l'aire de densation dès novembre où se trouve réalisé l'optimum pluviométrique. Celui-ci persiste plusieurs mois successifs sur cette aire. Les premiers départs d'ailés de forme **transiens - congregans** sont notés en février.

Cet exemple montre l'importance de l'optimum pour expliquer les déplacements des populations solitaires, et la poursuite des mouvements d'ailés vers l'aire de densation pendant plusieurs mois de suite si l'optimum pluviométrique est maintenu sur la côte. Il est à noter que le même rassemblement d'ailés sur l'aire de densation a lieu si une faible proportion des populations imaginaires sur une grande surface participe à ce déplacement ou inversement une forte proportion des ailés sur une petite surface, ce qui implique des événements météorologiques différents.

Au niveau des ailés solitaires, l'optimum pluviométrique intervient comme un facteur de concentration par restriction des surfaces pluviométriquement favorables auxquelles s'ajoutent les caractéristiques propres de l'aire de densation. Cette accumulation ne serait pas durable si l'alternance de la brise de mer avec la brise de terre ne créait pas un blocage des ailés dans cette aire (DARNHOFER, 1973c). Les ailés solitaires tendraient à se disperser dès leur

arrivée car ils supportent difficilement de rester au contact de nombreux congénères même si l'optimum pluviométrique est réalisé. **Par suite du système de vents dominants, du blocage des ailés par les brises, du caractère fermé des stations et de l'excès d'humidité partout ailleurs, l'accumulation des ailés est maintenue.** Ceux-ci subissent alors un véritable choc psycho-physiologique dont l'effet est primordial sur la préadaptation de la descendance à affronter la vie en groupe. Des expériences en cage sur terrain ont montré que moins de quinze jours de groupement des femelles solitaires suffisent à provoquer une diminution significative du nombre d'ovarioles des descendants femelles et du nombre de tubes séminifères des descendants mâles (LAUNOIS M. 1974a). Dans la nature comme au laboratoire (ALBRECHT, VERDIER et BLACKITH, 1958), la grégarisation commence véritablement au niveau des parents solitaires subissant un choc densitaire auquel ils ne peuvent échapper. La notion de **contrainte** est fondamentale sur le terrain pour expliquer comment des ailés solitaires se trouvent rapidement et durablement rassemblés.

Ainsi, **l'accumulation des ailés en début de saison des pluies a lieu nécessairement dans le Sud - Sud-Ouest où de surcroît, les caractères statiques de l'aire de densation renforcent la probabilité d'atteindre la densité critique amenant le déclenchement de la transformation phasaire.** Cette possibilité est rarement satisfaite car généralement, les déplacements sont trop échelonnés dans le temps à cause d'une évolution pluviométrique non synchronisée avec l'évolution biologique du criquet migrateur. Pour avoir le maximum de chances de voir cette première condition se réaliser, il faut donc :

- **l'apparition précoce de l'optimum pluviométrique sur l'ensemble de l'aire de multiplication initiale en octobre et sa persistance en novembre,**
- **le transfert de l'optimum sur l'aire de densation en décembre-janvier,** alors que le reste du Sud-Ouest est soumis à des pluviométries trop fortes pour le criquet migrateur. Enfin, l'accumulation des ailés doit se produire nécessairement en **début** de saison des pluies soit en R_2 . Si elle se produisait plus tard, en R_3 par exemple (février-mars), la probabilité pour que les conditions pluviométriques se maintiennent favorables au développement de la reproduction suivante sur l'aire de grégarisation serait considérablement plus faible.

b. Sédentarisation des parents.

Pour que les ailés demeurent ensemble pendant toute leur période reproductive, il est nécessaire que les conditions écologiques restent toujours compatibles avec leurs exigences. En saison chaude, par suite des qualités particulières de la végétation de l'aire de densation, le facteur principal est d'ordre pluviométrique. Il est donc important que l'optimum pluviométrique soit toujours présent. La nature sableuse du sol permet un dépassement de cet optimum sans conséquence grave sur les populations embryonnaires (en contrepartie, elle aggrave l'effet des faibles pluviosités). Par contre, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de multiplication initiale doivent rester constamment trop humides. En raison de la situation générale de l'air dans l'Océan Indien et du Canal de Mozambique, un gradient pluviométrique inverse persistant est impossible à concevoir en saison chaude. De plus, des vents d'Est et du Nord-Est sont souvent associés aux types de temps permettant une pluviométrie proche de l'optimum du criquet migrateur. La dispersion des ailés est limitée de plus par l'alternance brise de mer - brise de terre et par la présence de la mer à l'Ouest. Des pertes de populations ont cependant lieu par vents forts comme le laissent supposer la découverte de criquets en pleine mer (20 km de la côte) et leur présence temporaire sur de petites îles (Nossi-ve près d'Anakao), alors que par vents faibles, le criquet migrateur évite de s'aventurer au dessus de l'eau (réflexe optomoteur). La sédentarisation des parents n'implique pas une absence totale de mouvements mais des déplacements à l'intérieur d'une même région naturelle. La période reproductive est courte (2 à 3 semaines), les ailés survivant après ce délai sont trop vieux pour se déplacer même si les conditions pluviométriques changent.

c. Groupement des pontes et synchronisation du développement embryonnaire.

Lorsque les ailés parviennent à l'aire de densation, les femelles n'ayant pas pondu sont généralement mûres et celles qui ont pondu sont encore jeunes (1 à 2 pontes). Les femelles

ovigères recherchent préférentiellement des sites particuliers tels que les friches et les jachères pour déposer leurs œufs. Comme ces formations rudérales ne sont pas dispersées au hasard sur les stations acridiennes, mais au contraire ont une répartition « contagieuse », les pontes tendent à être groupées. A ce facteur s'ajoutent l'inter-attraction des femelles gravides et les hétérogénéités de milieux à l'intérieur des stations (effet mosaïque, lisière, abri du vent).

Pour que la majorité des pontes soient déposées pendant une période courte, le fonctionnement ovarien des parents doit être rapide (intervalle de temps réduit entre deux pontes successives). La synchronisation du développement des œufs est facilitée par l'intercalation de petites périodes sèches entre des périodes pluvieuses où le développement embryonnaire est très rapide. Si l'optimum pluviométrique persiste, non seulement le développement est continu et synchrone, mais encore la fécondité des femelles est élevée (nombre d'œufs par ponte). La nature sableuse du sol élimine la possibilité de destruction des œufs par hyper-humidité, ce qui permet de comprendre que la réussite de l'incubation peut être exceptionnellement élevée si les pluies sont abondantes.

En conséquence, lorsque la pluviométrie mensuelle est comprise entre 50 et 100 (150) mm pendant la période reproductive des femelles et la durée d'incubation des œufs, quatre facteurs contribuent à permettre une descendance importante : fécondité élevée des femelles, groupement des pontes, homogénéisation du développement embryonnaire, réussite de l'incubation des œufs.

d. Agrégation des larves.

L'agrégation des larves se fait sur les champs de ponte dès l'éclosion (FARROW, 1970). Pour qu'elle ait une ampleur suffisante, les éclosions doivent se produire simultanément, être nombreuses et couvrir des surfaces importantes. La préadaptation à la grégarisation induite par la densation des parents intervient à ce niveau. Il se forme d'abord des taches qui s'organisent en bandes dès le 2^e et le 3^e stades. Plus la probabilité de rencontre de ces bandes est grande, et plus la grégarisation a de chances d'être durable. La cohésion est accrue par l'alternance de touffes-perchoirs et de plages de sol nu. Enfin, le développement doit être rapide pour homogénéiser la succession des stades et réduire l'étalement des périodes de mues.

L'agrégation des larves est indispensable pour accomplir la transformation phasaire, elle ne suffit pourtant pas à elle seule pour fixer complètement le caractère grégaire.

e. Constitution de l'essaim primitif.

La constitution d'un essaim primitif à partir de bandes larvaires exige plusieurs conditions précises, car le risque de désamorçage du processus de grégarisation est grand, surtout si le paysage est de type ouvert. Pour éviter ce phénomène, les mues imaginaires doivent être pratiquement synchrones et ne pas se prolonger plus que le temps nécessaire au durcissement des cuticules des ailés. Ceci suppose une fois de plus des conditions proches de l'optimum pluviométrique de développement. Le rassemblement des jeunes adultes sur des perchoirs bas (buissons) faisant également office de lieux de mue imaginaire renforce la grégarité. Enfin, des conditions aérologiques locales - brise de mer - brise de terre - ascendances faibles - regroupements des ailés au pied de la falaise dominant la plaine côtière par convergence des vents - facilite le maintien sur place de l'essaim jusqu'à sa consolidation phasaire définitive.

f. Renforcement de la grégarisation.

Une seule génération ne suffit pas à atteindre la phase grégaire type. Pour une grégarisation parfaite, il est nécessaire que des regroupements d'essaims primitifs s'effectuent, ce qui suppose des pullulations simultanées sur de vastes superficies dans l'aire de densation. Dans la mesure où cette aire continue de bénéficier des conditions pluviométriques favorables, les déplacements des essaims primitifs sont plus limités et leur reproduction sur place est plus probable. A la génération suivante, ce sont de vrais essaims grégaires qui entreprennent

l'invasion de l'Ile. Il faut donc deux reproductions successives au moins pour que la phase grégaire soit bien fixée avant le retour de la saison fraîche et sèche.

En conclusion, l'enchaînement des circonstances nécessaires à la grégation est très difficile à réaliser. Chaque étape de densation peut être une cause éventuelle de l'échec de la transformation phasaire. La grégation n'est rendue possible que si l'optimum pluviométrique se maintient plusieurs mois consécutifs de décembre à mars sur l'aire de densation à l'exclusion des autres aires de multiplication.

3. Évolution spatiale et temporelle de la probabilité de grégation.

Par suite du système général des vents en saison chaude, de l'évolution pluviométrique saisonnière, de l'effet de blocage dû à l'alternance de la brise de mer et de la brise de terre, nous avons établi que l'accumulation des aîlés en début de saison des pluies est plus probable dans le Sud - Sud-Ouest que n'importe où ailleurs dans l'Ile. L'effet de densation par restriction de surface et le maintien de la cohésion par suite de l'existence de voies privilégiées de déplacement rend encore plus probable dans cette région l'apparition précoce du seuil densitaire critique à partir duquel se déclenche la transformation phasaire si l'optimum pluviométrique est atteint. Enfin, les caractéristiques intrinsèques de l'aire de densation favorisent :

- la persistance du groupement par le caractère fermé des stations,
- la multiplication par absence de régulation par hyperhumidité.

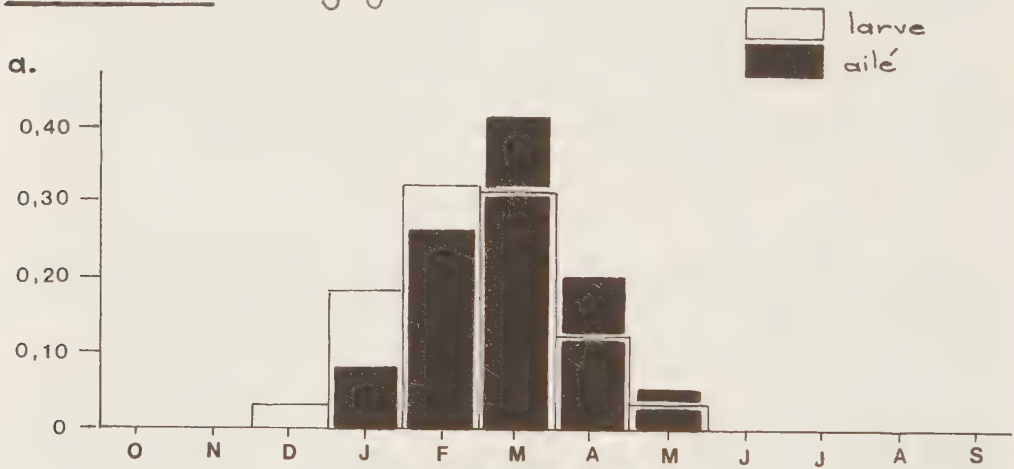
Toutes ces conditions font que la grégation est beaucoup plus facilement réalisable donc beaucoup plus probable dans l'aire de densation que dans d'autres régions de l'Ile. Les trois derniers départs d'invasion confirment en tout point l'importance de cette aire privilégiée après de longues périodes de rémission du fléau.

La probabilité d'apparition des formations grégaires n'est pas identique pour tous les mois de l'année. Nous avons déjà noté qu'elle était plus fréquente en saison chaude. Pour obtenir plus de précision, nous avons procédé à l'exploitation des données disponibles de 1950 à 1972. Afin d'être sûr qu'il s'agit uniquement de début de grégation, seules les descriptions de transitiformations sont retenues pendant des années correspondant généralement à une période dite de rémission du fléau. Chaque grégation locale signalée est rapportée en fonction du mois considéré. Ainsi, on obtient une courbe de distribution de fréquence du nombre des grégations observées par mois. Il est considéré *a priori* que la probabilité de découverte d'une grégation locale est constante tout au long de l'année et ne dépend que du nombre de formations grégaires existant réellement. L'ensemble des observations est ensuite ramené à 100 pour établir la probabilité mensuelle d'apparition d'une grégation pour une année donnée. Le cas des formations larvaires est distingué de celui des formations imaginales dans la figure 38a. On constate que la grégation est limitée de décembre à mai à l'état larvaire, de janvier à mai à l'état imaginal. La probabilité maximale de grégation est observée en février-mars pour les larves et en mars pour les aîlés. Il est donc clair que la grégation se manifeste seulement pendant la deuxième partie de la saison des pluies, en R_3 et moins fréquemment en R_4 .

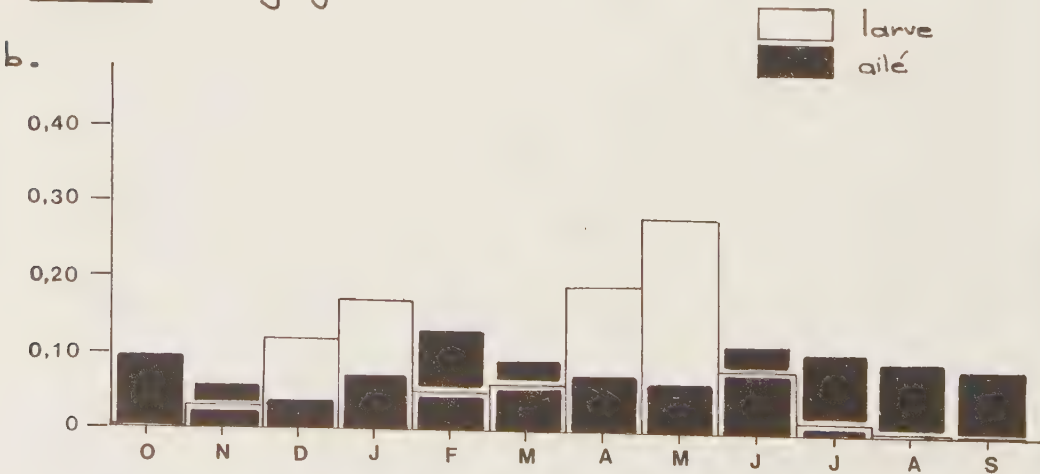
Il est intéressant de comparer la probabilité mensuelle d'apparition des formations grégaires au cours d'une année caractérisée par un début de grégation (moyenne des années de ce type) avec une année durant laquelle a eu lieu une invasion généralisée (moyenne des années de ce type) toujours dans le Sud et le Sud-Ouest. Dans ce dernier cas, les grégaires sont présents toute l'année. Le traitement des observations se fait selon un procédé identique pour que les deux représentations soient comparables (figure 38b). Les différences apparaissent très importantes. Des formations grégaires aîlés sont observées tous les mois de l'année. Pour les larves, elles sont négligeables en août, septembre et octobre. Deux périodes d'activité grégaire maximale sont nettement visibles, l'une en début de saison des pluies (janvier pour les larves et février pour les adultes), l'autre en début de saison sèche (mai pour les larves, juin pour les adultes). Malgré l'évolution pluviométrique saisonnière, le maintien de la phase

Figure 38 : Comparaison de la probabilité mensuelle d'observer un début de grégarisation (solitaire à grégaire) pendant une période de rémission ou le maintien de la grégarisation (grégaire à grégaire) pendant une période d'invasion du criquet migrateur à Madagascar.

Probabilité mensuelle de
déclenchement de la grégarisation



Probabilité mensuelle
d'entretien de la grégarisation



grégaire peut s’accomplir toute l’année, même en saison sèche, les ailés survivant très longtemps. La distinction déjà faite entre la grégarisation et le maintien en phase grégaire apparaît tout à fait justifiée. Il s’ensuit qu’il n’y a pas d’aire particulière où le maintien de la grégarité soit plus probable qu’ailleurs sinon en fonction de la réalisation de l’optimum pluviométrique. Cependant, le retour des formations grégaires dans l’aire de densation peut contribuer à renforcer les effectifs si les conditions pluviométriques le permettent.

Le maintien de l’optimum pluviométrique sur la côte est l’une des conditions primordiales pour que l’aire de densation fonctionne comme une aire de grégarisation. Si l’on considère l’évolution pluviométrique sur différentes zones du Sud - Sud-Ouest d’octobre 1960 à janvier 1961 en fonction de l’apparition des bandes et des essaims primitifs (tableau 17), nous constatons que l’optimum pluviométrique a persisté 2 à 3 mois consécutifs pour permettre de tels effets. Nous allons utiliser ce critère de permanence pour examiner le nombre d’années de 1938 à 1972 durant lesquelles l’optimum pluviométrique est atteint au moins sur une partie de l’aire de densation.

Tableau 18 — Réalisation de l’optimum pluviométrique 2 ou 3 mois consécutifs sur l’aire de densation durant la période allant de 1938 à 1972.

2 mois consécutifs : Les conditions pluviométriques sont favorables aux pullulations larvaires. 1938, 1938-39, 1939-40, 1943-44, 1944-45, 1947-48, 1949-50, 1950-51, 1952-53, 1953-54, 1955-56, 1956-57, 1958-59, 1961-62, 1963-64, 1964-65, 1966-67, 1968-69, 1969-70, 1970-71, 1971-72. 3 mois consécutifs : Les conditions pluviométriques sont favorables aux pullulations imaginales. 1938, 1938-39, 1960-61, 1966-67, 1968-69.
--

La probabilité d’observer l’optimum pluviométrique 3 mois consécutifs est faible : 1 année sur 7 (3 fois moins fréquent que 2 mois consécutifs). De plus, seules 3 d’entre elles ont vu l’optimum apparaître sur la côte en début de saison des pluies. Parmi elles, 1938, 1938-39, et 1960-1961 sont des années de départ d’invasion. En 1968-1969, des arrivées ont eu lieu mais les situations dépressionnaires de décembre n’ont pas coïncidé avec les moments où les ailés étaient les plus disponibles. En 1966-1967, les conditions pluviométriques rappellent beaucoup celles de 1960-1961 toutefois avec un retard d’un mois (l’aire de densation ne fut concernée par l’optimum pluviométrique qu’en janvier). Ce retard a suffi à désamorcer le

Tableau 19 — Comparaison de l’indice d’abondance imaginal (nombre d’ailés aux 100 pas) (*) sur la côte Mahafaly et Karimbolo entre 1960-1961 et 1966-1967.

	Octobre	Novembre	Décembre	Janvier	Février
Côte Mahafaly					
1960-61	0	1	40	100	100
1966-67	0	1	15	30	20
Côte Karimbolo					
1960-61	3	6	35	100	100
1966-67	1	3	8	8	8

(*) Nous rappelons que l’indice d’abondance des ailés s’obtient en dénombrant les ailés qui s’envolent au passage d’un observateur sur un parcours linéaire de 100 pas. Cette méthode est abandonnée progressivement au profit du dénombrement des ailés sur des surfaces unités de 100 m² (1 m x 100 m) ce qui permet d’obtenir directement une estimation des densités imaginales par hectare (LAUNOIS, M. 1972a).

Tableau 17 : Évolution pluviométrique dans le Sud - Sud-Ouest lors du dernier départ d'invasion du criquet migrateur en 1960-61.

L'optimum pluviométrique est réalisé pour 75 et 125 mm d'eau par mois.

	Delta de la Menombo	Delta du Fiherenana	Côte de Soalara à Itampolo	Côte d' Itampolo à Androka	Côte d' Androka à Bevealava	Côte de Lavanono
OCTOBRE 1960	0	0	0	0	0	0
NOVEMBRE	5	5	15	75	15	15
DECEMBRE	125	125	125	75	75	125
JANVIER 1961	275	325	225	75	75	75
FEVRIER	75	75	25	40	75	40
MARS	75	25	75	75	75	75
AVRIL	5	0	0	0	25	40
MAI	25	15	25	25	25	25
JUIN	0	0	0	0	0	15
JUILLET	0	0	15	15	25	75
AÔÛT	75	75	5	5	5	15
SEPTEMBRE	0	0	0	0	0	0
	↓ Bandes primitives	↓ Bandes primitives	↓ Bandes primitives	↓ Bandes et essaims primitifs	↓ Bandes et essaims primitifs	↓ Bandes et essaims primitifs

déplacement général car les ailés se sont sédentarisés dans l'aire de multiplication initiale. Cet exemple montre que les apports trop faibles ne sont pas compensés par le maintien de l'optimum pluviométrique 3 mois successifs pour réussir une grégarisation à une grande échelle (tableau 19).

En conclusion, la probabilité d'observer la grégarisation après une longue période de rémission pendant laquelle seuls des solitaires sont présents est réduite par suite de la faible probabilité de réalisation des circonstances pluviométriques particulières : **optimum pluviométrique atteint en novembre ou décembre dans le Sud - Sud-Ouest et maintien de celui-ci plusieurs mois consécutifs sur la même aire**. Dans le cas où elles se réalisent, la **grégarisation ne peut s'accomplir facilement que dans l'aire de densation en saison chaude**.

4. Caractères pluviométriques généraux de l'année ou des années précédant la grégarisation.

Les années où l'optimum pluviométrique est réalisé plusieurs mois consécutifs pendant la saison chaude sur l'aire de densation correspondent à des saisons pluviométriquement supérieures à la normale sur l'ensemble du Sud et du Sud-Ouest (isohyète de 500 mm en saison chaude parallèle à la côte et proche de celle-ci). Les gradients pluviométriques ne permettent pas la persistance de telles circonstances sans engendrer vers l'intérieur des terres des précipitations supérieures à la normale. Il est de plus nécessaire que de nombreux ailés soient présents, ce qui exige une population importante en fin de saison sèche, soit sur l'aire de multiplication initiale, soit sur l'aire de densation, soit les deux à la fois.

Du point de vue pluviométrique, nous pouvons dégager les caractères généraux de l'année où se produit effectivement la grégarisation et de l'année précédente sur la base des gradients de pluviosité. Deux schémas doivent être envisagés pour définir globalement les conditions devant favoriser un départ d'invasion généralisée :

Schéma 1 :

- 1^{re} année : saison chaude **anormalement sèche** entraînant une sédentarisation des ailés dans l'aire de multiplication initiale. Adaptation par mortalité sélective amenant un pourcentage de survie plus élevé pendant la saison fraîche et sèche dans ces zones.
- 2^e année : saison **chaude très humide et pluies précoces** en octobre-novembre sur l'aire de multiplication initiale, puis uniquement dans l'aire de densation pendant 3 mois consécutifs à partir de décembre. L'aire de multiplication initiale et l'aire transitoire de multiplication deviennent trop humides. Les ailés se déplacent massivement vers l'aire de densation.

Schéma 2 :

- 1^{re} année : saison chaude sans caractéristiques pluviométriques particulières, **saison fraîche et sèche anormalement chaude et pluvieuse** dans tout le Sud et le Sud-Ouest, importance des populations résiduelles dans l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication et surtout dans l'aire de densation.
- 2^e année : saison chaude **très humide**, provoquant le reflux des ailés vers l'aire de densation en novembre-décembre. Maintien de l'optimum pluviométrique 3 mois consécutifs uniquement sur l'aire de densation.

D'après ce qui vient d'être énoncé, nous considérons que la succession des saisons les plus favorables à la grégarisation est la suivante :

- première saison chaude peu pluvieuse,
- saison fraîche anormalement pluvieuse,
- deuxième saison chaude très pluvieuse (optimum pluviométrique réalisé uniquement sur l'aire de densation plusieurs mois consécutifs).

Dans le passé, différents auteurs ont proposé d'autres schémas pluviométriques d'apparition de la phase grégaire. Les principaux vont être discutés par rapport à la conception actuelle.

ZOLOTAREVSKY (1933) pense que deux périodes doivent se succéder :

- 1 — période de conditions favorables à la prospérité de l'espèce et à la conservation des stations de cette dernière sur de grandes superficies (année humide).
- 2 — période de conditions défavorables à la conservation des stations de l'espèce, pendant laquelle les surfaces habitables se réduisent (année sèche).

En ce qui concerne la première condition, le maintien de l'optimum pluviométrique sur l'aire de multiplication initiale en saison des pluies et le raccourcissement de la saison sèche est assimilable à la période de conditions favorables que nous avons défini. Pour la deuxième condition, l'expression littérale pourrait s'accorder au schéma actuel. Mais en fait, ZOLOTAREVSKY entendait une restriction des surfaces par la sécheresse amenant les ailés à se regrouper dans les parties les plus humides. Or, dans ces circonstances, la mortalité (mortalité climatique et compétition avec le bétail) est telle qu'il est difficile d'observer des grégations de grande importance. De plus, les conditions locales d'humidité ne persistent généralement pas assez longtemps pour permettre le développement complet d'une reproduction. Ce point diffère fondamentalement de notre conception où finalement, les rassemblements sur l'aire de densation sont favorisés pendant les années trop pluvieuses (*).

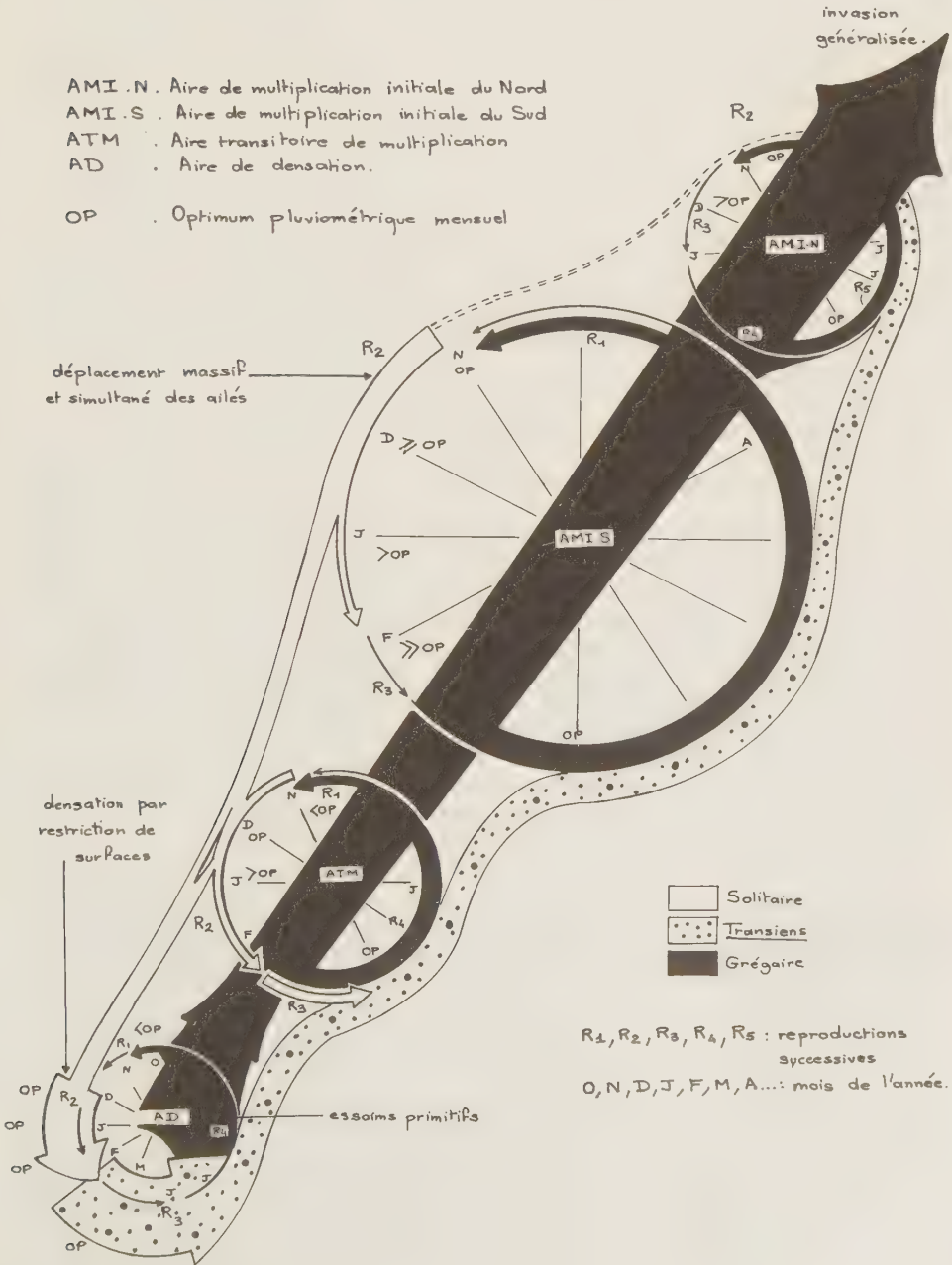
FRAPPA (1938) introduit une notion nouvelle. Il distingue les conditions qui provoquent une grégation brutale et étendue de celles qui amènent des grégations locales, pouvant ensuite agir comme un facteur facilitant les regroupements ultérieurs. Il parle de «propagation insidieuse de l'espèce grâce aux vols locaux». Ces situations sont observées lorsque toutes les conditions devant être simultanément réunies pour la grégation ne sont pas réalisées. Elles peuvent changer les probabilités de départ d'invasion par la présence d'individus grégaspects en divers sites du Sud et du Sud-Ouest.

Enfin, d'après TETEFORT et WINTREBERT (1966) l'apparition de la phase grégaire serait favorisée par une «inversion pluviométrique» des saisons, cette expression désignant la succession d'une saison fraîche relativement humide et d'une saison chaude relativement sèche (humidité du sol suffisante en saison fraîche, non excessive en saison chaude pour le développement des œufs). L'effet édaphique et biotique de l'inversion des saisons est alors considéré comme très important sinon primordial. D'après ce qui vient d'être établi, cette condition est certainement nécessaire mais insuffisante à elle seule pour expliquer la grégation.

La conception actuelle concilie certains aspects des théories anciennes (saison des pluies exceptionnellement sèche ou exceptionnellement humide), mais s'en distingue par d'autres points de vue (succession des saisons la plus propice à la grégation). Il apparaît notamment que l'optimum pluviométrique a un rôle prépondérant, d'abord pour la pullulation des solitaires, ensuite pour le regroupement de ceux-ci. La possibilité d'échange de populations entre des aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude permet de dresser un schéma général des mouvements d'ailés facilitant la genèse d'une invasion généralisée (figure 39). Il représente l'enchaînement idéal des circonstances devant être réalisées pour obtenir en une seule saison des pluies un départ d'invasion généralisée. Les quatre aires acridiennes principales (aires de multiplication initiales du Nord et du Sud, aire transitoire de multiplication et aire de densation) sont représentées d'après leur importance relative pour le cycle biologique annuel. Dès octobre-novembre, des ailés R_2 sont théoriquement disponibles dans l'aire de multiplication initiale du Nord pour

(*) Nous noterons toutefois que ZOLOTAREVSKY avait bien perçu le rôle de la dynamique climatique et celui de l'espace dans la grégation à Madagascar, ceci avec des moyens considérablement plus faibles que les nôtres.

Figure 39 : Schéma-type d'enchaînement des circonstances biologiques et météorologiques nécessaires au déclenchement de la grégarisation du criquet migrateur malgache.



rejoindre celle du Sud. Cette possibilité existe mais son importance ne doit pas être surestimée. En fait, l'essentiel des populations solitaires se déplaçant vers le Sud-Ouest provient de l'aire de multiplication initiale du Sud où l'optimum pluviométrique est réalisé en novembre. Fin novembre, et pendant tout le mois de décembre, les aîlés R_2 fuient en majorité leurs stations d'origine et se déplacent en direction de l'aire transitoire de multiplication. La plupart d'entre eux n'y séjournent que peu de temps et poursuivent leur avance vers la côte. Les aîlés de cette aire sont disponibles en décembre pour renforcer le mouvement. Au moment de leur arrivée dans le Sud - Sud-Ouest, la densité augmente brutalement par suite des restrictions de surfaces colonisables et de la participation éventuelle des populations locales. Si l'optimum pluviométrique est atteint et persiste plusieurs mois consécutifs à partir de décembre, la grégarisation commence à la reproduction R_3 . Les premiers essaims primitifs peuvent s'échapper dès le mois de février-mars et progressivement ensemencent les autres aires d'individus à caractères grégaires plus ou moins fixés. Cependant, le vrai départ d'invasion a lieu si une multiplication supplémentaire abondante (R_4) se produit sur l'aire de densation. Dans ce cas, les vols de grégaires sont très cohérents et chacune des autres aires fonctionnent alors comme des aires de généralisation de la transformation phasaire dans le sens du passage de l'état solitaire à l'état grégaire si les conditions pluviométriques le permettent. La flèche indiquée sur la figure symbolise le fait que l'aire de distribution des grégaires est plus grande que celle des solitaires. Cette représentation volontairement simplifiée du schéma-type d'enchaînement des circonstances biométéorologiques nécessaires à la grégarisation permet de souligner l'importance des échanges de populations, le rôle de l'optimum pluviométrique dans la multiplication et la concentration des aîlés ainsi que la possibilité biologique de réaliser en une seule année un départ d'invasion si toutes les conditions sont idéalement réunies. Ce schéma ne doit pas faire perdre de vue toutes les nuances introduites précédemment, car ce sont elles qui lui confèrent sa valeur.

5. Aire de grégarisation et aire grégarigène.

Par suite de l'importance des facteurs statiques pour renforcer l'effet dynamique des autres facteurs de grégarisation, l'aire de densation est assimilable à une aire potentielle de grégarisation selon la conception de DESCAMPS (1962) c'est-à-dire une aire comprise à l'intérieur des aires grégarigènes et où a lieu effectivement la grégarisation. L'aire grégarigène est formée en plus de l'aire transitoire de multiplication et l'aire de multiplication initiale du Sud et du Sud-Ouest d'après la définition de REMAUDIERE (in GRISON, 1964) «ensemble de zones entre lesquelles s'effectuent les mouvements réguliers de solitaires aboutissant fréquemment ou occasionnellement à la formation de bandes primaires». Il faut ajouter aussi la formation d'essaims primitifs qui, à Madagascar, s'observe dans des conditions de milieu beaucoup moins diversifiées que pour les bandes primaires. Les aires de multiplication initiale du Nord et d'altitude ne font pas partie de l'aire grégarigène, les échanges de populations avec l'aire de grégarisation étant tout à fait exceptionnels.

C. VARIANTES DU SCHÉMA GÉNÉRAL DES CIRCONSTANCES BIOMÉTÉOROLOGIQUES NÉCESSAIRES A LA GRÉGARISATION

Pour bien comprendre la conjoncture des événements favorables au déclenchement puis à l'entretien de la grégarisation, il est important d'étudier les variantes du schéma général à partir, d'une part des deux derniers départs d'invasion, d'autre part des pullulations et grégarisations exceptionnelles. Les chances de grégarisation dépendent des caractères statiques du milieu, cela nous a conduit à tenir compte de l'évolution possible des conditions de grégarisation dans un avenir proche. Enfin, l'étude de la pluviométrie des mois ayant précédé les pullulations signalées de 1950 à 1972 permettra de tester la validité de la notion d'optimum pluviométrique et d'examiner la possibilité de concevoir un système d'avertissement.

1. Circonstances des deux derniers départs d'invasion.

En 1938, les premières grégarisations sont apparues dans le Sud - Sud-Ouest. Or, ce n'est que 4 ans plus tard, par un renforcement irrégulier des grégarisations après chaque saison des

pluies, que les premiers essaims ont quitté le Sud - Sud-Ouest pour se diriger vers le Nord et le Nord-Ouest. Ainsi, le déclenchement d'une invasion généralisée peut être beaucoup moins rapide que celui décrit dans le schéma de base. Des pullulations locales amenant à une transformation phasaire amorcent le processus de grégatisation, les grégaires présents servant de catalyseurs pour faciliter la généralisation des phénomènes sur l'ensemble du Sud et du Sud-Ouest.

La succession des événements ayant présidé au dernier départ d'invasion en 1960-1961 est beaucoup plus proche du schéma général.

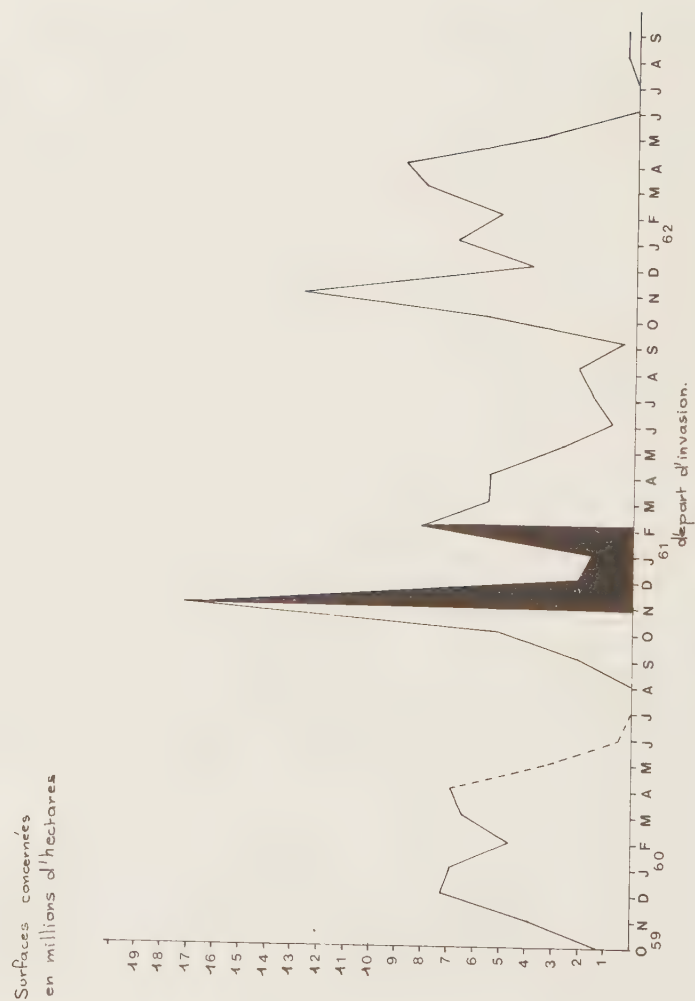
En septembre 1960, l'optimum pluviométrique apparaît simultanément dans l'Ouest et le Sud. Pratiquement, cela signifie d'une part que les populations autochtones des aires concernées accélèrent leur croissance numérique (œufs, larves et ailés), et que d'autre part, des ailés allochtones viennent rejoindre ces zones privilégiées. Le phénomène se renforce au mois d'octobre puis se généralise en novembre. La surface favorable du point de vue thermo-hydrigue est considérable (17 millions d'hectares), mais parallèlement, pendant ces 3 derniers mois, le Sud-Ouest a lui-même bénéficié de pluies favorables pour le criquet migrateur. Les populations résiduelles de fin de saison sèche étaient très importantes sur la pénéplaine de Bekily-Fotadrevo et le Sud-Horombe. Elles ont constitué le principal réservoir d'ailés: Quoiqu'il en soit, la restriction des surfaces favorables en décembre apparaît remarquable. On ne trouve plus l'optimum pluviométrique ailleurs que dans le Sud - Sud-Ouest. Il s'est produit une concentration d'ailés sur l'aire de densation qui fut d'ailleurs parfaitement observée. En février, les zones concernées par l'optimum pluviométrique sont plus vastes, mais discontinues. Or, nous avons déjà constaté que les acridiens se maintiennent ou rejoignent la première zone favorable qu'il rencontrent et ainsi, la multiplication intensive a pu se poursuivre essentiellement dans le Sud - Sud-Ouest. Pendant 4 mois successifs, l'optimum pluviométrique se maintient sur l'aire de densation. Ce fait est exceptionnel. L'invasion commence en février-mars 1961. En comparaison de 1959-1960 et de 1961-1962 (figure 40), la restriction brutale des surfaces de 1960-1961 est très spectaculaire. A partir de février et mars 1961 (TETEFORT et MULLER, 1971), la remontée des essaims et la généralisation des pullulations est observée vers l'intérieur des terres, d'abord vers le Nord-Est puis, à partir d'avril, vers le Nord-Ouest (mai-juin). En juillet, le Sud - Sud-Ouest se dégage et les essaims poursuivent leur avance vers le Nord-Ouest. Les concentrations diminuent en septembre-octobre pour se localiser vers Befandriana-Sud et dans certaines zones de l'Horombe. Le fait le plus important à remarquer est que les insectes grégaires ne vont pas procéder, pendant la saison des pluies suivante, à un retour vers les aires d'origine, car la pluviométrie de novembre leur permet de se reproduire sur place et leur disponibilité est ensuite réduite. L'invasion s'arrête en 1962.

Le départ d'une invasion généralisée étalée sur plusieurs années est donc plus facilement réalisable qu'un départ brutal à cause de la faible probabilité de voir se succéder selon un ordre précis toutes les conditions indispensables à la grégatisation. La présence d'individus grégaires, même sur une échelle restreinte, renforce les probabilités d'invasion par suite de leur aptitude à mieux survivre dans des conditions sèches et augmenter les chances de regroupement avec les populations de solitaires auxquelles ils se trouvent mêlés dans l'aire de densation en début de saison des pluies.

2. Pullulations et grégatisations exceptionnelles

Dans l'aire grégatigène, il arrive que des pullulations exceptionnelles soient accompagnées d'un début de grégatisation au niveau de larves, mais les adultes ne se sont jamais constitués en essaims. Pourtant, comme DESCAMPS (1973) l'a fait remarquer, la participation d'ailés **transiens** ou grégaires à la constitution de populations denses d'ailés solitaires peut rendre celles-ci plus aptes à grégatiser.

Figure 40 : Évolution mensuelle des surfaces pluviométriquement favorables au développement du criquet migrateur à Madagascar d'octobre 1959 à septembre 1962.



Deux conditions sont toujours nécessaires :

- accumulation des ailés,
- maintien de l'optimum pluviométrique sur l'aire d'accumulation des ailés au moins pendant 3 mois consécutifs.

L'accumulation des ailés peut être favorisée d'abord par la présence de l'optimum pluviométrique seulement sur une faible surface et un effet de blocage par brise de mer - brise de terre (côte Sud-Est, côte Ouest et Nord-Ouest) ou brise de lac (Lac Ihotry, Belo-sur-Tsiribihina). Des pullulations de ce type furent observées en 1958 et 1959 à Belo-sur-Tsiribihina et en 1961 sur la côte Sud-Est. Pour le premier cas, l'explication pluviométrique intervient mais il n'est pas impossible que des séquences de grégarisation aient contribué à l'amorçage de ces pullulations. Pour la côte Sud-Est, les pullulations vers Mananjara étaient issues de solitaires et ont été possibles grâce à un déficit pluviométrique exceptionnel pour cette région coïncidant justement avec la réalisation de l'optimum : 14 %, 32 %, 66 % et 70 % de la moyenne respectivement en février, mars, avril et mai 1961 (tableau 20). Malgré ceci, les essaims primitifs ne furent pas observés, car la cohésion des ailés n'était pas stable et la dispersion des insectes transiens s'est faite au fur et à mesure du durcissement cuticulaire (causes principales : type de paysage ouvert, système de vent). **Ceci ne signifie pas que la grégarisation parfaite soit absolument impossible en dehors de l'aire de densation, mais sa probabilité d'apparition est considérablement plus faible**, car les densités critiques sont plus difficiles à atteindre et à maintenir. Elle est surtout valable dans le cas de paysages fermés (type clairière) qui favorisent la cohésion. Pour des paysages ouverts, la probabilité d'obtenir des essaims primitifs est restreinte bien que la loi de l'optimum pluviométrique soit vérifiée pour les pullulations larvaires : ainsi, dans l'aire de multiplication initiale (plateau de l'Horombe), on a pu observer exceptionnellement en fin 1967, des taches (*) larvaires en relation avec le maintien des pluies favorables 50 - 100 (150) mm pendant 5 mois consécutifs sur une partie de cette région naturelle (octobre, novembre, décembre 1967, janvier et février 1968). Les ailés se sont dispersés au fur et à mesure du durcissement des téguments.

En 1973, des débuts de grégarisation ont été observés à Antsalova en février. D'après WINTREBERT (1973) les conditions pluviométriques locales des 3 mois précédents ne permettent pas d'expliquer ces pullulations, mais il est difficile de se prononcer sur d'autres causes, l'aire d'accumulation des ailés, l'importance des parents, leurs sites de ponte et même l'évolution larvaire n'ayant pas été suivis.

En règle générale, la grégarisation est possible à chaque fois que l'optimum pluviométrique est atteint plusieurs mois consécutifs de saison chaude sur une aire d'accumulation des ailés (densité d'au moins 2000 individus par hectare). Seulement, ces conditions sont plus rarement réalisées dans l'ensemble de Madagascar que dans l'aire de densation, c'est pourquoi, les grégarisations en dehors de cette aire ne peuvent être qu'exceptionnelles. Le schéma général des circonstances biométéorologiques devant être réalisées pour un départ d'invasion reste donc toujours valable. On doit même considérer les pullulations et les grégarisations exceptionnelles comme une confirmation de l'importance de l'optimum pluviométrique pour leur réalisation.

3. Évolution possible de la probabilité de grégarisation.

Si l'aire de densation est une aire de grégarisation, ce n'est pas seulement à cause de ses caractères propres, mais surtout parce que les conditions de grégarisation y sont plus facilement réunies. Les facteurs du milieu étant très importants pour la transformation phasaire, il est clair que si ceux-ci varient, la probabilité d'observer la grégarisation dans cette aire sera également transformée.

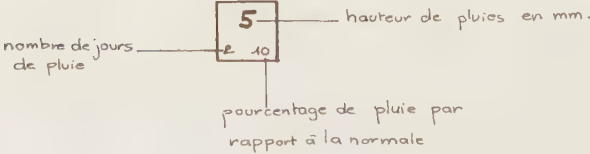
(*) Les acridologues désignent par taches les formations larvaires groupées peu mobiles et par bandes les formations larvaires groupées qui se déplacent dans une direction dominante (étape supplémentaire d'organisation du comportement grégaire).

Tableau 20 : Particularités du régime pluviométrique de la côte Sud-Est favorisant les pullulations du criquet migrateur à partir de parents solitaires.

	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S
1957				275 9 64	175 13 40	525 24 113		75 9 62	40 5 27			40 4 85
1957 - 58	5 2 10		225 13 115	175 11 42	225 11 56		40 4 22	125 9 143	75 9 68	125 2 170	175 12 257	125 7 154
1958 - 59	175 13 195	175 19 94	225 8 96	475 13 120	425 14 114	1417 26 354	75 10 63	15 3 13	75 7 73	125 10 149	5 2 12	40 3 45
1959 - 60	25 3 33	275 21 216	225 18 115	225 11 61	175 7 30	75 9 19	40 6 32			40 8 58	25 4 27	75 9 120
1960 - 61	75 6 85	125 6 111	275 15 133	175 12 61	75 4 14	125 11 32	75 7 66	75 8 70	225 15 201	225 20 250	225 22 305	75 9 126
1961 - 62	40 1 53	275 12 127	425 23 211	175 9 48	275 15 65	175 15 44	75 6 29	175 20 178	40 3 9	125 10 125	75 9 108	40 9 72
1962 - 63	75 13 152	75 8 53	75 10 34	125 5 34	275 11 83	175 8 33	175 20 118	75 6 62	40 5 37	125 14 121	15 3 20	25 5 57
1963 - 64	40 4 56	125 18 103	40 7 20	75 8 23	175 13 51	175 18 41	40 8 39	40 6 33	175 17 122	75 6 77	75 6 77	
1964 - 65	125 12 196	40 6 25	75 12 40	325 26 364	977 18 219	1078 20 209	275 17 148	75 13 54	75 8 33	632 25 680	575 18 562	325 18 418
1965 - 66	125 13 119	525 26 300	909 27 286	325 19 69	275 13 66		834					

PULLULATIONS
DE CRICET MIGRATEUR

O (octobre) - Caractéristique "pluviométrique de chaque mois



Depuis les premières observations de ZOLOTOREVSKY, le Sud se dessèche progressivement : les régions situées au Nord du Fiherenana n'appartenant pas à l'aire de grégariation en 1928, ont dû être considérées par le même auteur comme en faisant partie en 1953. Un autre exemple d'évolution du milieu est illustré par le cas du secteur de Tsihombe dont on a vu que les pratiques culturelles tendent à en faire depuis 1969 une région plus favorable à la colonisation par la répétition des feux de brousse, la régression de la forêt et l'action croissante de l'érosion (BRENIERE, 1957) qui entraînent des modifications sensibles du climat, de la végétation, de la pluviométrie et de la texture du sol. Il est probable que l'aire de densation était dans le passé potentiellement plus favorable que maintenant pour la grégariation car les surfaces colonisables étaient plus restreintes et donc la densation devait être plus forte pour un même apport d'ailés en début de saison des pluies. Depuis 1971, le nombre des clairières augmente considérablement et celles déjà formées s'agrandissent par suite d'une immigration humaine dans cette région (DURANTON, 1973). Il en résulte que les surfaces colonisables par l'acridien s'accroissent et de ce fait tendent à réduire l'effet de densation caractéristique de cette aire. En conséquence, DURANTON, LAUNOIS M.H. et LAUNOIS M. (1973) ont pensé que le seuil densitaire critique sera plus difficile à atteindre si cette évolution continue et donc que la grégariation sera plus rare à condition qu'aucune partie de l'aire ne devienne spécialement attractive. Il en résulte la possibilité d'organiser rationnellement la mise en valeur économique de cette partie de l'Ile en évitant de créer des biotopes particulièrement propices au développement du criquet migrateur.

Dans l'immédiat, la formation de nouvelles clairières paraît bénéfique pour l'acridien surtout au Nord de l'Onilahy, dans la forêt des Mikea et sur le plateau d'Andranovory, ainsi que la mise en valeur agricole des méandres des fleuves Linta, Menarandra et Manambovo (carte annexe 2). Une des conséquences de l'accentuation de la déforestation sera probablement la modification de la répartition pluviométrique et le renforcement de la désertification du Sud - Sud-Ouest. La réalisation de l'optimum pluviométrique pourrait devenir plus probable sur l'actuelle aire transitoire de multiplication.

Ces quelques exemples montrent que les éléments du problème acridien ne sont pas des composantes stables. Le schéma général de grégariation que nous avons démontré est le plus valable dans l'état actuel du milieu. Ce milieu évoluera rapidement si l'homme perturbe l'environnement soit dans un sens favorable aux pullulations, soit au contraire en rendant plus improbable l'apparition simultanée de toutes les circonstances bio-météorologiques nécessaires à un départ d'invasion.

4. Prévision des pullulations fondée sur la réalisation de l'optimum pluviométrique.

La prévision des pullulations par rapport à la réalisation de l'optimum pluviométrique présente un grand intérêt puisqu'elle permettrait de suivre l'évolution des circonstances initiales de la transformation phasaire constituées par des effectifs acridiens nombreux sur la base d'un critère très simple, la pluviométrie.

Pour examiner la possibilité de prévoir des pullulations larvaires et imaginaires (elles sont fréquentes quand l'optimum pluviométrique se réalise respectivement 2 et 3 mois successifs sur une même région), nous avons inventorié toutes les pullulations locales signalées depuis 1950 en fonction de la situation pluviométrique du mois d'observation et des deux mois précédents. La corrélation est considérée comme hautement significative si l'apparition d'une pullulation coïncide avec le maintien de l'optimum pluviométrique pendant au moins 2 mois et significative si cet optimum n'est réalisé qu'1 seul mois sur les 3 considérés, nulle si l'optimum n'est pas observé.

- 70 % des pullulations examinées pouvaient être prévues d'après la persistance de l'optimum pluviométrique pendant 2 mois consécutifs sur une même zone acridienne,
- 25 % des pullulations sont apparues à la suite de la réalisation de l'optimum pluviométrique au moins pendant 1 mois. Trois cas sont à considérer :

- 5 % des cas coïncident avec la réalisation de l'optimum le mois de signalisation (réussite de l'incubation des œufs et du développement larvaire),
 - 10 % concernent la réalisation de l'optimum 1 mois avant la signalisation,
 - 10 % concernent la réalisation de l'optimum 2 mois avant la signalisation (rassemblement des parents),
- 5 % des pullulations ne peuvent pas être expliquées par l'optimum pluviométrique. Dans ce genre de pullulation, l'optimum pluviométrique est relayé par un optimum hydrique assuré en cas de trop fortes pluies par un drainage important des sols (influence de la topographie ou faible capacité de rétention en eau du sol) et en cas de petites pluies par des apports souterrains (méandres et deltas des fleuves).

Ainsi, 95 % des pullulations ont un rapport avec l'apparition de l'optimum pluviométrique et la plupart d'entre elles (70 %) pouvaient être prévues par l'observation du maintien de l'optimum pluviométrique pendant au moins 2 mois consécutifs sur la période considérée.

L'optimum pluviométrique rend compte de la plupart des pullulations observées et son rôle dans la grégation est considérable bien qu'il agisse au sein d'un grand nombre d'autres facteurs également importants. Le schéma général de grégation proposé repose sur le dépouillement de 22 années d'archives acridiennes, sans compter les 15 années où les données sont très fragmentaires et 35 années d'archives météorologiques (non compris les documents personnels). Cette durée paraît être le maximum que l'on puisse considérer car l'évolution du climat (déjà suggérée par la modification de l'année moyenne du point de vue pluviométrique) et celle du milieu changent les conditions statiques et dynamiques de grégation. Actuellement, la déforestation tend à faire évoluer l'aire de densation dans un sens favorable à l'atteinte de la densité imaginaire critique dans le Nord et au contraire dans un sens défavorable dans le Sud par dilution des effectifs sur des surfaces nouvellement défrichées et chaque année plus étendues. C'est pourquoi le schéma proposé pourrait être remanié dans les prochaines décennies.

D. POSSIBILITÉ D'UN SYSTEME D'AVERTISSEMENT ANTIACRIDIEN

La très grande dépendance hydrique du criquet migrateur vis-à-vis de son milieu, transposée sur un plan pluviométrique en phase solitaire comme en phase grégaire, permet d'expliquer par l'intermédiaire de la notion d'optimum pluviométrique à la fois les traits fondamentaux de la dynamique des populations solitaires et dans une large mesure les conditions les plus probables d'apparition des pullulations menant à une grégation. Il est logique d'utiliser ces nouvelles précisions pour établir un système d'avertissement antiacridien sur l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation. Le système est organisé en fonction des conditions climatologiques et des caractères des stations acridiennes actuelles qui font que les conditions de grégation ne peuvent se réaliser avec une probabilité maximale que dans le Sud - Sud-Ouest de l'Ile. On ne peut exclure toute possibilité d'apparition de pullulations du criquet migrateur dans d'autres régions puisque les conditions de grégation sont réalisées dès que l'optimum pluviométrique se maintient plusieurs mois consécutifs de saison chaude sur une même aire d'accumulation des aîlés. Seulement, **la circulation générale des masses d'air rend très improbable la réalisation de ces deux conditions dans une région autre que l'aire de densation.** Le but d'un système d'avertissement étant surtout de renforcer l'efficacité d'une organisation de lutte et de diminuer le coût des interventions, il ne serait pas rentable d'étendre le réseau de surveillance permanente sur les 4/5e de l'Ile (le coût du système d'avertissement devenant supérieur à celui des pertes possibles pour les cultures vivrières par rapport à une intervention sans appui de la surveillance). Il est donc raisonnable de le limiter au Sud et au Sud-Ouest de l'Ile qui forment un ensemble de régions pluviométriquement complémentaires presque autonomes (aire grégarigène) et dont l'aire de densation (aire de grégation) a été le point de départ des 3 invasions signalées depuis 1916.

1. Principe de l'avertissement

Le principe de l'avertissement est simple : il consiste à suivre mensuellement le déplacement de l'optimum pluviométrique par rapport à l'importance des populations solitaires larvaires et imaginale dans les principales régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest.

Nous considérons deux critères d'alerte :

- le maintien de l'optimum pluviométrique pendant 2 mois ou 3 mois consécutifs sur une même région, favorise l'apparition de pullulations larvaires et imaginale.
- la réalisation de l'optimum pluviométrique dès novembre ou décembre sur l'aire de densation et sa persistance pendant au moins 3 mois consécutifs, alors que les autres aires sont soumises à des précipitations très supérieures à la normale, sont très favorables à la grégarisation.

En conséquence, l'avertissement résulte de la comparaison mensuelle des cartes isohyètes et de la situation acridienne, avec l'évolution pluviométrique et acridienne du mois précédent.

2. Disposition de surveillance et d'avertissement

Le dispositif de surveillance acridienne est fondé sur deux catégories d'observations :

- les unes sont accomplies dans des stations fixes à intervalles de temps réguliers,
- les autres sont effectuées au cours de sondages de généralisation servant à apprécier la sécurité des extrapolations possibles à partir des stations d'études intensives.

Les stations d'avertissement seraient au nombre de 21. Elles sont réparties dans les zones acridiennes stratégiques, c'est-à-dire dans les régions naturelles potentiellement les plus favorables au criquet migrateur et sur les grands axes de déplacement saisonnier des ailés (figure 41). Douze d'entre elles sont situées dans l'aire de multiplication initiale, 2 dans l'aire transitoire de multiplication et 7 dans l'aire de densation.

Elles représentent les régions naturelles suivantes :

— Aire de multiplication initiale du Sud.

- AMI I : Ranohira (Ouest-Horombe)
Andriandampy (Nord-Horombe)
Bevoay (Centre Horombe)
Beraketa (Est pénéplaine Bekily-Fotadrevo)
Tsivory (Cirque Manambien)
- AMI II : Tandrano (Plateaux sableux du Sud Mangoky)
Berenty-Betsileo (Piedmont de l'Isalo)
Sakaraha (Couloir de Sakaraha)
Sakalava-Haut (Couloir de migration)
Fotadrevo (Plateau de Fotadrevo)
- AMI III : Manja (Plaine de Manja)
Basibasy (Couloir de Befandriana)

— Aire transitoire de multiplication

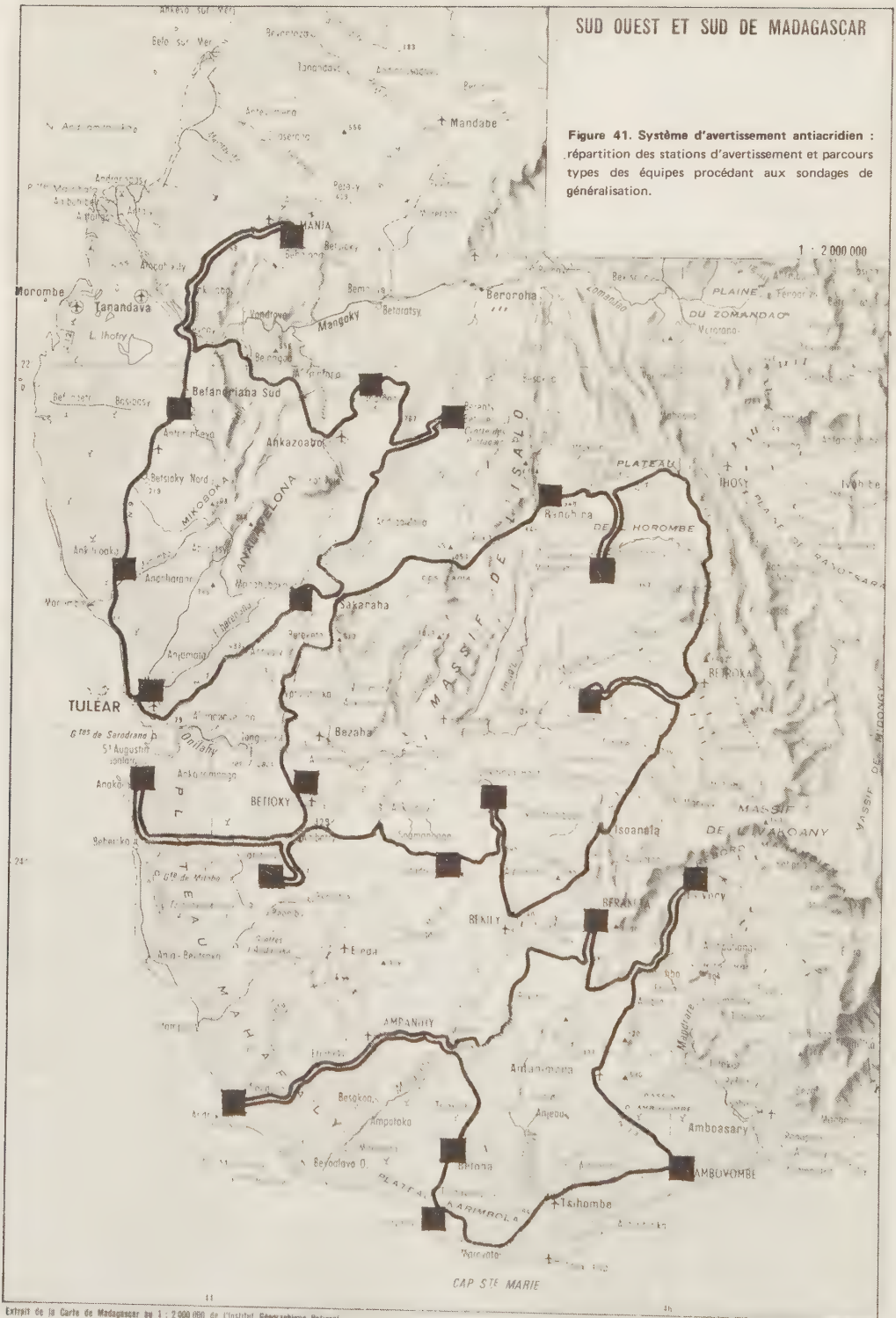
- Betioky (Plateau de Betioky)
- Ambovombe (Plaine côtière Antandroy)

— Aire de densation

- Manambo (Delta de la Manombo)
- Tuléar (Delta du Fiherenana)
- Anakao (Plaine côtière Mahafaly)

SUD OUEST ET SUD DE MADAGASCAR

Figure 41. Système d'avertissement antiacridien :
répartition des stations d'avertissement et parcours
types des équipes procédant aux sondages de
généralisation.



Androka (Estuaire de la Linta)
Beloha (Dépression de Beloha)
Lavanono (Plaine côtière Karimbolo).

Les informations recueillies sur ces régions stratégiques selon le plan de travail et les méthodes d'investigation décrits ailleurs (LAUNOIS M., 1973a) sont complétées par les sondages de généralisation effectués au long des parcours types. Au début de chaque mois, les caractéristiques majeures des populations acridiennes (densité - structure) du mois précédent pour les différentes stations sont indiquées sur une carte au 1/2000.000e. Simultanément, les cartes isohyètes sont tracées sur une carte à même échelle à partir des données pluviométriques :

- du service météorologique national,
- des postes pluviométriques de chaque station de surveillance,
- et éventuellement des postes supplémentaires dans les sites préconisés par l'agrométéorologue DARNHOFFER (1973e).

Le centre de dépouillement compare ces deux cartes et en tire les conclusions de vigilance ou d'action selon le mode d'apparition temporelle et spatiale de l'optimum pluviométrique.

L'efficacité du système dépend aussi bien de la qualité des observations que de la rapidité de transmission des données. La prévision à long terme est actuellement impossible car l'évolution pluviométrique ne peut pas être connue suffisamment à l'avance. Nous avons donné le détail de l'organisation pratique et matérielle de ce système dans une autre étude (LAUNOIS M., 1973b). Une première mise en place des structures de ce service d'avertissement est prévue à Madagascar en 1974.

3. Évolution probable du service d'avertissement

Tel qu'il est conçu, le système d'avertissement proposé contient en lui-même les conditions de son amélioration progressive. En effet, seule une partie des données recueillies dans les stations sert pour l'avertissement proprement dit. La plupart sont destinées à une exploitation approfondie permettant de définir plus précisément les caractères de dépendance du criquet migrateur vis-à-vis de son milieu dans les vingt et une régions prospectées. Ainsi, au fur et à mesure que d'autres facteurs seront utiles à considérer (en particulier, ceux favorisant le déplacement des ailés solitaires), ils pourront être intégrés au système d'avertissement et testés du point de vue de l'amélioration de la prévision. La répartition spatiale des stations de surveillance intensive donne une grande sécurité au système car l'évolution progressive du problème acridien par suite des modifications du milieu par l'homme peut être également suivie.

En pratique, la connaissance des régions naturelles, de l'importance des populations acridiennes et de l'optimum pluviométrique à Madagascar suffit pour donner un avertissement permettant à la stratégie de lutte d'être plus rationnelle et plus efficace, donc plus économique.

CONCLUSIONS

L'optimum pluviométrique est un facteur de pullulation pour les individus en phase solitaire comme en phase grégaire, bien que dans ce dernier cas, son rôle soit plus complexe. Pendant la dégrégation, le facteur pluviométrique agit seulement si toutes les formations grégaires se trouvent réunies sur une surface relativement restreinte et ne peuvent fuir des conditions devenant brutalement très défavorables à la survie de l'espèce. Par contre, l'optimum pluviométrique est un facteur très important à considérer dans le déclenchement de la grégation, c'est-à-dire le passage de la phase solitaire à la phase grégaire.

Par suite des restrictions de surfaces colonisables, de la direction générale des vents en saison des pluies, des gradients pluviométriques, d'un effet de blocage des ailés par l'alternance de la brise de mer et de la brise de terre, des formations végétales, la plus grande probabilité

d'observer la grégarisation complète est limitée au Sud - Sud-Ouest, sur l'aire de densation. La raison essentielle est que nulle part ailleurs, les conditions pluviométriques favorables ne sont suffisamment stables pour permettre d'atteindre un seuil critique de densité imaginaire préparant la transformation phasaire à partir de populations sédentaires.

Ainsi, la grégarisation à Madagascar tient en premier lieu aux possibilités de déplacements à grande distance des ailés solitaires qui coïncident généralement avec la réalisation de l'optimum pluviométrique mensuel. Si celui-ci se maintient plusieurs mois consécutifs sur l'aire de densation pour permettre deux reproductions successives, la pullulation des individus complétée par la transformation phasaire amène la constitution d'essaims primitifs qui sont un préliminaire à une invasion généralisée. Il faut ensuite que les formations grégaires se renforcent pendant plusieurs saisons des pluies consécutives pour essaimer sur tout le versant Ouest de l'île et les Hauts-Plateaux.

La grégarisation n'est possible qu'en saison chaude et humide, et seulement sur l'aire de densation, car deux conditions fondamentales doivent être remplies :

- accumulation des ailés solitaires (densité critique 2000 ailés/hectares) sur une aire en début de saison des pluies,
- maintien de l'optimum pluviométrique de décembre à mars sur l'aire de densation, à l'exclusion de tout autre région.

A l'échelle du Sud et du Sud-Ouest, le niveau pluviométrique le plus favorable à la transformation phasaire est assez simple pour une séquence de saisons :

- première saison chaude pluviométriquement **inférieure** à la moyenne,
- saison fraîche pluviométriquement **supérieure** à la moyenne,
- deuxième saison chaude pluviométriquement **très supérieure** à la moyenne.

Dans les conditions actuelles, la grégarisation est largement facilitée par certains caractères statiques du milieu (densation par restriction de surface) bien que d'autres facteurs dynamiques interviennent simultanément, c'est pourquoi l'aire de densation correspond à l'aire de grégarisation la plus probable. L'aire grégarigène est formée en plus de l'aire transitoire de multiplication, et de l'aire de multiplication initiale du Sud. La participation des populations du versant Ouest et Nord-Ouest n'est ni régulière, ni indispensable pour que les densités critiques soient atteintes sur l'aire de grégarisation.

La conjoncture des circonstances biométéorologiques nécessaires au départ d'invasion est théoriquement réalisable en une seule saison des pluies. Pratiquement, il semble que plusieurs années soient nécessaires à partir du moment où la grégarisation est déclenchée pour que l'invasion généralisée se produise. Cela tient au fait que la probabilité de grégarisation augmente si des grégaires sont déjà présents parmi des populations en majorité solitaires. La plupart des pullulations exceptionnelles signalées en dehors de l'aire de densation ont mené à des débuts de grégarisation sans aboutir à la constitution d'essaims primitifs. Elles s'expliquent en général par la règle du maintien de l'optimum pluviométrique plusieurs mois consécutifs sur une aire d'accumulation des ailés qui peut se produire dans certaines circonstances (brise de lac, surfaces restreintes par la présence des montagnes). Le schéma général de la grégarisation s'en trouve donc confirmé. La réalité géographique de l'aire de grégarisation est fondée sur une conception statistique ; des exceptions sont toujours possibles.

A court terme, la probabilité d'apparition de la grégarisation va très probablement se trouver modifiée. Dans certaines zones de l'aire de densation, de nouvelles surfaces favorables à l'acridien sont créées ; dans d'autres, l'extension du défrichement entraîne une augmentation des surfaces colonisables et ainsi réduit l'effet de densation. L'évolution du milieu pourra donc être soit favorable à la grégarisation, soit au contraire défavorable selon le type de mise en valeur agricole pratiqué.

Environ 95 % des pullulations observées pendant les 22 dernières années sont en rapport direct avec l'apparition de l'optimum pluviométrique. Par suite de l'importance de ce critère dans le déclenchement de la grégarisation et de la délimitation précise de l'aire de densation actuelle, il est possible de créer un système d'avertissement antiacridien à partir de la comparaison mensuelle d'une carte isohyète et d'une carte récapitulant les caractéristiques des populations acridiennes en fonction de l'évolution pluviométrique et acridienne des deux mois précédent les dernières observations.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le criquet migrateur malgache, *Locusta migratoria capito* (Sauss.) est un acridien typiquement mésophile par rapport à l'ensemble des milieux représentés dans son aire d'habitat. Du point de vue hydrique, les larves et les ailés se comportent en mésohygrophiles, l'excès d'humidité comme l'excès de sécheresse leurs sont également défavorables, il en va de même pour le développement embryonnaire.

L'originalité de cette étude est d'avoir tenté de quantifier les préférences thermiques, hygro-métriques et hydriques non pas au niveau des individus, mais à partir des données météorologiques classiques telles que la température moyenne mesurée sous abri et la pluviométrie. Cette conception se justifie par le fait que le criquet migrateur recherche activement les conditions microclimatiques qui lui sont favorables et que la diversité des microclimats dépend des caractéristiques thermo-hydriques générales. Ainsi, pour une température moyenne et une pluviométrie donnée, correspond une échelle particulière de diversités thermo-hydriques exploitée par l'acridien. Ceci conduit à définir les notions d'**optimum thermique et d'optimum pluviométrique** propres au développement et à la croissance. L'optimum thermique désigne un intervalle de températures moyennes mesurées sous abri dans lequel le criquet migrateur a le maximum de chances de pouvoir rencontrer à son échelle des conditions thermiques compatibles avec les différentes formes de son activité et de son développement et de bénéficier des conditions thermiques d'incubation optimales. De même, l'optimum pluviométrique tient compte de la diversification possible de l'effet des pluies par suite des facteurs locaux, en désignant un intervalle pluviométrique à l'intérieur duquel, le criquet migrateur rencontre le plus fréquemment des conditions hygrométriques et hydriques optimales pour son développement et sa croissance.

En saison chaude, l'optimum thermique est pratiquement toujours réalisé (températures moyennes mensuelles supérieures à 25°C). De ce fait, le régime des pluies devient le principal facteur limitant les populations. Pour chaque stade biologique : œuf, larve ou ailé ou chaque état phasaire : solitaire ou grégaire, l'influence de la pluviométrie peut être différente mais l'optimum pluviométrique mensuel reste sensiblement le même : 50 à 100 (150) mm d'eau par mois. La fréquence idéale est d'une pluie de 10 mm tous les 3 à 4 jours. La dépendance du criquet migrateur vis-à-vis de cet optimum pluviométrique est telle que sa réalisation doit être interprétée très généralement comme une évolution du milieu dans un sens bénéfique pour le criquet migrateur. Dans ces conditions, l'évolution pluviométrique mensuelle sur l'ensemble de l'aire de répartition est analysable en fonction de sa valeur acridienne selon une véritable échelle d'appréciation écologique :

- 0 à 10 mm : incompatible avec le développement et la croissance du criquet migrateur ;
- 10 à 30 mm : rarement compatible avec le développement et la croissance du criquet migrateur ;
- 30 à 50 mm : compatible avec le développement et la croissance du criquet migrateur ;
- 50 à 150 mm : favorable avec le développement et la croissance du criquet migrateur ;
- 150 à 250 mm : peu compatible avec le développement et la croissance du criquet migrateur ;
- plus de 250 mm : rarement compatible avec le développement et la croissance du criquet migrateur.

Nous avons montré que le Sud et le Sud-Ouest sont les seules parties de l'Ile où l'optimum pluviométrique se maintient pendant 5 mois consécutifs en saison chaude alors que le Nord-Ouest n'est pluviométriquement favorable qu'en début et en fin de saison des pluies.

Le fait le plus remarquable consiste en une réduction progressive des surfaces où se maintient l'optimum pluviométrique ; celui-ci se limite finalement au Sud - Sud-Ouest au fur et à mesure

que l'on se rapproche de l'acmé de la saison des pluies. L'étude de la pluviométrie des 35 dernières années (1938 à 1972) nous a conduit à mettre en évidence trois aires pluviométriquement complémentaires en saison chaude dans le Sud et le Sud-Ouest :

- La première a été dénommée **aire de multiplication initiale** car c'est là que l'optimum pluviométrique a le maximum de chances d'apparaître dès le début de la saison des pluies et où l'acridien peut commencer à se multiplier activement après la saison sèche ;
- La seconde est l'**aire transitoire de multiplication** pour insister sur le caractère de relai de celle-ci permettant aux ailés en déplacement de se multiplier et de poursuivre leur avance vers la côte, ou bien de refluer vers l'intérieur des terres selon le type de saison des pluies ;
- La troisième est l'**aire de densation**, ainsi nommée à cause de la restriction des surfaces favorables qui est due à l'importance des formations ligneuses peu appréciées par le criquet migrateur.

Grâce à la connaissance de la dépendance pluviométrique du criquet migrateur et des régions qu'il occupe, il nous a été possible de proposer un schéma général d'évolution saisonnière des populations solitaires. Il en ressort que :

- La dénomination des reproductions successives n'est pas généralisable car le seul facteur synchronisant est la pluviométrie, et celle-ci évolue très différemment d'une région à l'autre et d'une saison à la suivante ;
- Les échanges de populations entre le Nord-Ouest et le Sud-Ouest de l'Ile sont irréguliers, faibles et facultatifs.

Dans le Sud et le Sud-Ouest, le nombre d'ailés varie de quelques dizaines de millions à quelques centaines de millions d'individus. La croissance numérique est toujours limitée à la saison des pluies bien que le nombre total des ailés puisse varier du simple au double selon les années.

Dans chacune des principales aires, nous avons décrit l'évolution acridienne en phase solitaire. L'étude de la pluviométrie permet d'expliquer les variations interannuelles dans les différentes régions naturelles. L'aire de multiplication initiale fonctionne à partir des populations locales sans qu'il soit nécessaire de poser l'hypothèse d'apports à partir du Nord en début de saison des pluies. Par contre, des arrivées d'ailés sont observées en début de saison sèche. L'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation sont alimentées en début de saison humide à partir de l'aire de multiplication initiale. Il est important de remarquer que la colonisation de l'aire de densation est généralement faible. Si les apports d'ailés sur cette aire étaient équivalents à ceux de l'aire transitoire de multiplication, les densités devraient être beaucoup plus importantes que celles observées par suite des restrictions de surface. Il ne faut pas surestimer les déplacements des populations solitaires en période de rémission.

Le maintien en phase solitaire est favorisé si les effectifs restent faibles et les ailés peu groupés, ce qui suppose que les conditions pluviométriques sont généralement différentes de celles de l'optimum pluviométrique.

Pour déclencher la grégatisation, il est nécessaire d'obtenir le rassemblement brutal d'au moins 2000 ailés solitaires par hectare. Une telle densité est impossible à observer dans aucune région de l'aire d'habitat à partir des populations sédentaires en moins de 2 reproductions successives dans les conditions les plus favorables. Dans ce cas, le moment où le seuil densitaire critique serait atteint correspondrait à une période de l'année où les conditions climatiques deviennent de nouveau défavorables (début de la saison fraîche et sèche). Or, du fait de la direction des vents dominants en début de saison des pluies, de l'avance spatiale de l'optimum pluviométrique, de l'effet de blocage des ailés par l'alternance de brise de terre et de la brise de mer, de la restriction des surfaces colonisables et favorables,

l'accumulation des ailés est beaucoup plus fréquente sur l'aire de densation que partout ailleurs et le seuil densitaire critique est plus facile à atteindre. On peut donc dire qu'à Madagascar, si le phénomène de restriction des surfaces n'existait pas, la grégariation serait beaucoup plus rare.

Pour réussir la transformation phasaire, les étapes suivantes doivent être franchies sur l'aire de densation : sédentarisation des parents solitaires, groupement et homogénéisation des pontes, agrégation des larves, maintien de la cohésion au moment de la constitution des essaims primitifs, renforcement de la grégariation. En définitive, outre les caractéristiques propres à l'aire de densation (réponse de la végétation au facteur hydrique, sol sableux éliminant les risques de destruction des œufs par hyperhumidité, cloisonnement des stations acridiennes par des haies, rudéralisation assez importante), la condition principale pour favoriser la réussite de la reproduction et sédentariser les ailés est de voir l'optimum pluviométrique se maintenir sur cette aire de densation pendant plusieurs mois consécutifs et sans interruption. Du fait de l'origine des centres d'action générateurs des pluies, la réalisation d'un tel bilan pluviométrique dans le Sud - Sud-Ouest correspond toujours à une saison chaude pluviométriquement très supérieure à la normale. L'obtention d'un grand nombre d'ailés disponibles en début de saison des pluies pour rejoindre l'aire de densation est facilitée si la saison des pluies précédente a été très sèche et la saison fraîche anormalement pluvieuse. En effet, une saison des pluies inférieure à la moyenne amène les ailés à rester dans l'aire de multiplication initiale pour s'y multiplier et une saison fraîche pluvieuse permet aux populations autochtones de l'aire de densation d'être très abondantes en fin de saison sèche ce qui favorise l'atteinte du seuil densitaire imaginal critique.

Dans les circonstances actuelles, la réunion de toutes les conditions biométéorologiques nécessaires à un départ d'invasion est rendue plus aisée sur l'aire de densation qui doit être considérée comme une aire de grégariation à cause de la conjoncture entre les facteurs statiques et les facteurs dynamiques de grégariation. Les échanges réguliers de populations amenant de telles pullulations suivies de grégariation se font entre l'aire de multiplication initiale du Sud, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation. Cet ensemble correspond à l'aire grégariogène. L'aire de multiplication initiale du Nord n'a pas de relations régulières avec celle du Sud et n'est pas indispensable pour obtenir le seuil densitaire imaginal critique.

Théoriquement, un départ d'invasion peut avoir lieu en deux saisons des pluies consécutives si l'évolution pluviométrique se fait selon un enchaînement bien coordonné. En pratique, la grégariation ne peut réussir que localement. A partir de cette situation, le départ d'une invasion devient plus probable car ces ailés grégaires favorisent l'expression de la grégariaptitude des populations solitaires rassemblées chaque année sur l'aire de densation. Il arrive que les formations grégaires mettent plusieurs années à renforcer leurs effectifs avant de constituer des essaims suffisamment nombreux pour coloniser le reste de l'Ile. Les trois derniers départs d'invasion ont eu lieu à partir de l'aire de densation. Des pullulations et des grégariations exceptionnelles sont apparues en dehors de l'aire de grégariation, mais dans la majorité des cas, le principe du maintien de l'optimum pluviométrique plusieurs mois consécutifs sur une aire d'accumulation des ailés a été vérifié. Cependant, la probabilité d'observer de telles circonstances est beaucoup plus faible que dans le Sud - Sud-Ouest.

Dans un avenir proche, il est probable que l'aire de densation va perdre de son efficacité par suite d'une déforestation intensive, à moins que des milieux très attractifs pour l'acridien ne soient créés au cours d'une mise en valeur agricole non rationnelle.

Dès à présent, il est possible de mettre en place un véritable système d'avertissement dans l'aire grégariogène puisque dans 95 % des cas de pullulations signalées pendant les 22 dernières années, l'optimum pluviométrique mensuel s'est trouvé impliqué. Le principe de l'avertissement découle d'une comparaison mensuelle entre une carte récapitulative de la situation acridienne et une carte isohyète mensuelle par rapport à celles des mois précédents. Le maintien de l'optimum pluviométrique 2 à 3 mois consécutifs sur une zone rend probable

l'apparition de pullulations larvaires et imaginale. Le dispositif de surveillance est constitué de 21 stations d'observations intensives renforcées par des sondages de généralisation. Les sites surveillés sont choisis parmi les plus représentatifs des principales régions naturelles et des voies privilégiées de déplacement des ailés solitaires. La structure est assez souple pour être adaptée au fur et à mesure des connaissances nouvelles dans la prévision des pullulations.

En définitive, la notion d'optimum pluviométrique, replacée dans le contexte général de l'optimum écologique, permet une étude objective de l'évolution saisonnière de l'aire d'habitat du criquet migrateur et de comprendre son importance dans la dynamique des populations solitaires et grégaires. Sa simplicité d'expression la rend directement utilisable pour un système d'avertissement antiacridien dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar.

Cette étude amène à reconsidérer les réponses données par les acridologues à deux questions fondamentales :

- quels sont les avantages que la grégarisation confère à l'espèce ?
- en quoi la grégarisation rend-elle l'acridien économiquement dangereux ?

Les avis sont très partagés.

Pour la première question, quatre conceptions se sont opposées :

- la grégarisation ne serait qu'une manifestation secondaire provoquée par l'augmentation de densité et n'a pas de fonction particulière (KEY, 1950 et GUNN, 1960) ;
- la principale conséquence du gréganisme serait de réduire l'importance numérique des populations notamment par émigration ;
- la grégarisation permettrait la création de formes de dispersion pour coloniser de nouvelles stations propices à la vie «sédentaire» ;
- la forme grégaire correspondrait à un épanouissement de l'espèce dans des conditions écologiques différentes de celles des solitaires car les phases seraient fonctionnellement complémentaires (théorie hétéroécique des phases de KENNEDY (1962).

En ce qui concerne le criquet migrateur malgache, la phase grégaire se distingue de la phase solitaire surtout par une plus grande résistance aux conditions fraîches et sèches. Cela signifie d'une part que la chute des effectifs en saison fraîche et sèche est plus faible que pour les solitaires et d'autre part que l'aire de dispersion est de surface plus importante et plus diversifiée. L'espèce tire donc deux avantages de ce changement de phase : réduction des pertes entre deux saisons des pluies consécutives ce qui se traduit par une plus grande facilité de reconduction d'un bénéfice d'accroissement d'une année à la suivante et une augmentation des chances de rencontrer sur une région de l'aire d'habitat soit des conditions météorologiques favorables à la multiplication, soit des stations acridiennes nouvelles jusqu'alors non colonisables. Ainsi, la pérennité de l'espèce serait mieux assurée par l'apparition de la phase grégaire en l'absence de possibilités de diapauses embryonnaire et imaginale. Il nous apparaît donc que la grégarisation est bien sûr déclenchée par une densation et a une signification particulière qui concilie les trois dernières hypothèses énoncées précédemment. Cependant, il convient de ne pas oublier que les deux formes, grégaire et solitaire, sont dépendantes du facteur pluviométrique. La différence de résistance au milieu est donc une question d'amplitude de réponse mais ne traduit pas des capacités de survie fondamentalement différentes.

L'importance économique du criquet migrateur est liée selon les auteurs soit aux effectifs indépendamment du phénomène de phase, soit aux qualités particulières de l'espèce en phase grégaire :

- pour les uns (KEY, 1950 ; GUNN, 1960 et RAINEY, 1962-1963), la périodicité des grégarisations dépend uniquement des conditions externes telles que le climat et la végétation. Les modifications phasaires ne seraient que des phénomènes secondaires aux pullulations,

ne contribuant pas à l'accroissement numérique des populations puisqu'elles se manifestent lorsque les effectifs sont déjà en place,

- pour les autres (ALBRECHT, 1967), les fluctuations numériques des populations seraient en grande partie conditionnées par les effets du groupement et ce seraient en définitive ces effets qui font que la phase grégaire est économiquement dangereuse.

Il nous semble que ces deux conceptions sont en fait complémentaires. L'origine des pullulations est due à la multiplication exceptionnelle des solitaires sous l'influence de facteurs climatiques et notamment d'ordre pluviométrique. Si le criquet migrateur restait toujours en phase solitaire, il ne serait pas plus dangereux que d'autres espèces acridiennes pullulant localement pendant certaines saisons des pluies. Le passage de l'état solitaire à l'état grégaire augmente les chances pour que les pullulations soient durables et se généralisent. L'accroissement des effectifs a lieu surtout si l'optimum pluviométrique est atteint, l'amélioration de la survie compensant largement la diminution de la fécondité potentielle (*). On peut donc dire que la phase grégaire accroît considérablement les capacités destructrices du criquet migrateur après le déclenchement d'une invasion généralisée.

Au terme de cette étude, on peut se demander si les principes généraux développés pour le criquet migrateur dans le seul cadre de Madagascar ne sont pas généralisables, **sous réserve d'adaptation**, à d'autres acridiens dans le monde. Cet aspect méthodologique mérite en effet une attention toute particulière en raison de la possibilité d'accéder à une conception synthétique du problème acridien ouvrant la voie à un champ d'investigations très nouveau, tant fondamental qu'appliqué.

Supposons qu'une espèce acridienne particulière, économiquement dangereuse par les dégâts qu'elle inflige aux cultures, doive faire l'objet d'une étude similaire à celle effectuée pour le criquet migrateur malgache. Quatre étapes successives peuvent être reconnues :

- 1 — Définition de l'optimum écologique de cette espèce sur la base de critères **les plus simples** possibles et étude des arrêts de développement éventuels ainsi que de leurs **déterminismes**. Une hiérarchie des facteurs écologiques limitants est souvent aisée à établir.
- 2 — Étude systématique de l'évolution des facteurs écologiques discriminants pour cette espèce dans le temps et dans l'espace. Les critères retenus sont suivis les uns après les autres. La réalisation de l'optimum écologique de l'espèce est déduite de l'évolution conjuguée des différents facteurs discriminants considérés hiérarchiquement les uns par rapport aux autres.
- 3 — Confrontation des déductions faites sur le cycle biologique le plus probable de l'espèce d'après l'évolution des facteurs écologiques discriminants avec les observations effectuées par de précédents auteurs. Le nombre de critères considérés doit être suffisant pour rendre compte des informations anciennes de valeur indiscutable.
- 4 — Si la concordance entre le schéma proposé et les informations bibliographiques est totalement satisfaisante, une extrapolation de ce principe d'étude doit être effectuée sur l'ensemble de l'aire de distribution de l'acridien pour définir les caractéristiques les plus importantes de son cycle biologique annuel.

Par cette voie, toutes les données anciennes **de qualité** mais fragmentaires peuvent servir à une compréhension globale du problème acridien dont l'intérêt est évident.

(*) *Il n'est absolument pas prouvé que les grégaires produisent toujours moins d'œufs que les solitaires dans la nature lorsque les deux formes sont soumises aux mêmes conditions climatiques. Il y a là un thème de recherches important qui permettrait des comparaisons avec ce qui a été observé au laboratoire par de nombreux auteurs (la phase grégaire est caractérisée par une diminution du nombre d'œufs par ponte et du nombre de pontes par femelle dans les élevages).*

Il permet notamment :

- d'établir un plan de recherches à partir de solides conceptions théoriques. L'implantation des stations de contrôle des populations acridiennes ainsi que la définition des parcours de prospection sont déduites d'études objectives ;
- d'organiser un système d'avertissement antiacridien dans le but de prévoir les pullulations éventuelles sur la base de l'apparition la plus fréquente de l'optimum écologique de l'espèce dans des sites privilégiés.

Pour les principaux acridiens migrants, l'importance des archives biologiques et météorologiques pourraient suffire à tenter dès à présent de telles études. Le premier essai devrait être effectué pour le criquet migrant africain, très proche du criquet migrant malgache, à condition de compléter la notion d'optimum pluviométrique par un optimum d'humidité édaphique pour tenir compte des phénomènes de décrue. L'étude des sous-espèces du criquet migrant douées de possibilités de diapause embryonnaire ou imaginale constituerait une deuxième étape à franchir. Enfin, d'autres acridiens, essentiellement en zones tropicales et intertropicales, pourraient être pris en considération.

En aucun cas, de telles investigations ne peuvent prétendre se substituer aux recherches qui sont actuellement poursuivies. Elles tendent seulement à tirer le meilleur parti possible des observations anciennes de façon à proposer une vue synthétique du problème acridien rigoureusement adaptée à chaque cas particulier et assurant une base rationnelle pour organiser des recherches nouvelles et une lutte plus efficace contre les acridiens économiquement dangereux.

BIBLIOGRAPHIE

ALBRECHT F.O., VERDIER M. et BLACKITH R.E. - 1958 - Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le criquet migrateur (*Locusta migratoria migratoria* R. et F.). Bull. biol., **92**, 349-427.

ALBRECHT F.O. - 1967 - Polymorphisme phasaire et biologie des Acridiens Migrateurs. Les Grands Problèmes de la Biologie, Masson et Cie, 194 pages.

ARCHIVES ACRIDIENNES :

- Rapports de missions de J. BRENIERE sur les pullulations, de 1937-1938.
- Rapports annuels du Chef du Centre Anti-acridien, de 1950 à 1972.
- Rapports annuels et mensuels des Chefs de Zones, de 1958 à 1972.
- Messages radiogrammes donnant un résumé hebdomadaire de la situation acridienne, de 1958 à 1972.
- Fiches d'observation des Chefs de Secteurs, de 1958 à 1972.
- Rapports d'activités de la Station de Recherches Acridiennes, de 1958 à 1968.
- Rapports annuels du Directeur de Recherches Acridiennes, de 1958 à 1965.
- Historique fait par TETEFORT J. (1953) de la lutte, de 1885 à 1953 et des observations biologiques, de 1938 à 1953.

ARCHIVES MÉTÉOROLOGIQUES :

- Archives du Centre de Surveillance et de Lutte, et de la Station de Recherches Acridiennes de Betioky, de 1958 à 1973.
- Archives de la Météorologie Nationale ; Bulletin du résumé mensuel du temps à Madagascar, de 1958 à 1972.
- Pluviométrie des stations du Réseau Météorologique National, de 1938 à 1972.

ATLAS DE MADAGASCAR - 1969 - Préparé par l'Association des Géographes de Madagascar. BDPA.

BATTISTINI R. - 1964 - Étude géomorphologique de l'Extrême-Sud de Madagascar, Tome 1. Le Relief de l'Intérieur. Thèse de Doctorat.

BRENIERE J. - 1957 - Rapports de tournées concernant l'étude de la biologie de *Locusta migratoria* dans ses foyers grégarigènes (4 au 12 janvier 1956, 9 au 17 avril 1956, 3 au 11 septembre 1956, 7 au 15 janvier 1957. Rapports dactylographiés.

BROCHET P. et GERBIER N. - 1968 - L'évapotranspiration. Aspect agrométéorologique. Évaluation pratique de l'évapotranspiration potentielle. Monographie de la Météorologie Nationale, **65**.

CLARKE K.U. - 1960 - Studies on the relationships between air temperature and the internal body temperature of *Locusta migratoria*. J. Insect Physiol., **5**, 23-36.

DARNHOFER T.O. - 1972 - Relations entre les augmentations de la densité imaginaire du criquet migrateur sur la plaine côtière de Lavanono et les périodes dépressionnaires. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523 en cours de publication FAO.

- 1973a - Les types de pluies dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. PNUD (FS) MML/MET/6.

- 1973b - Climadiagrammes pour quelques stations dans le Sud-Ouest et l'Ouest de Madagascar. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523 en cours de publication FAO.
- 1973c - Le régime du vent dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. PNUD (FS) MML/MET/7.
- 1973d - Cartes isohyètes pour le Sud-Ouest de Madagascar (Sud du 21°S et Ouest du 47°E).
 I. Tableau des données disponibles et réseau pluviométrique,
 II. Carte des isohyètes moyennes mensuelles (période de référence 1950-1971),
 III. Cartes isohyètes mensuelles de 1938 à 1972,
 IV. Cartes isohyètes des saisons chaudes (octobre-avril), 1938/39 à 1971/72.
 470 figures inédites du Projet PNUD/FAO/MAG.70.523.
- 1973e - Rapport sur les études météorologiques. PNUD (FS) MML/MET/8.

DARNHOFER T.O. et LAUNOIS M. - 1974 - L'optimum pluviométrique du criquet migrateur malgache : Principe et applications. PNUD (FS) MML/MET/9.

DESCAMPS M. - 1961 - Comportement du criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F.) en 1957 dans la partie septentrionale de son aire de grégarisation sur le Niger. Région de Niafunké. *Locusta* n° 8.

- 1962 - Étude écologique du Criquet migrateur africain (*Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F.) en 1958 dans la partie méridionale de son aire de grégarisation sur le Niger (Vallée inférieure du Bani). *Rev. Path. vég. Ent. agric. Fr.*, **41**, 131-297.
- 1963 - Le problème acridien en Afrique intertropicale. Cahier de la Maboque, Tome 1, Fascicule 2.
- 1973 - Rapport de visite d'expert-conseil à Madagascar, 15 mars - 15 avril 1973. PNUD (FS) MML/BIO/7.

DESCAMPS M. et WINTREBERT D. - 1966 - Pyrgomorphidae et Acrididae de Madagascar. Observations biologiques et diagnoses (Orth. Acridoidea). «EOS», Revista Española de Entomologia.

DIGBY P.S.B. - 1955 - Factors affecting the temperature excess of insects in sunshine. *J. exp. Biol.*, **32**, 279-98.

DREUX P. - 1961 - Recherches écologiques et biogéographiques sur les Orthoptères des Alpes Françaises. *Ann. Sci. Naturelles. Zool.*, Tome 3.

DUFOURNET R. - 1972 - Régimes thermiques et pluviométriques des différents domaines climatiques de Madagascar. Document IRAM n° 340. Tananarive, 89 pages.

DURANTON J.F. - 1972a - Étude phytosociologique de deux types de stations à *Locusta migratoria capito* (Sauss.) du Sud-Ouest malgache. *Ann. Zool. Écol. an.*, n° hors série, 15-53.

- 1972b - Présentation des principaux résultats obtenus en écobotanique à la mi projet, 1971-72. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.
- 1973 - Rapport final de l'Expert écobotaniste du Projet PNUD/FAO/MAG.70.523. Les ensembles écologiques du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar en relation avec le criquet migrateur. En cours de publication par la FAO.

DURANTON J.F. et LAUNOIS M. - 1972 - Étude des potentialités de distribution du criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest de l'île en fonction des régions naturelles. Rapport du Projet PNUD/FAO.70.523, inédit.

— 1973 - Recensement des surfaces colonisables par le criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans le Sud-Ouest et le Sud de Madagascar, en cours de préparation. Tableaux résumés dans le rapport final du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, en cours de publication par la FAO.

DURANTON J.F., LAUNOIS M. et LAUNOIS M.H. - 1972 - La lutte écologique contre le criquet migrateur malgache passe par un plan de développement du Sud. PNUD (FS) MML/BIO/5.

DURANTON J.F., LAUNOIS M., LAUNOIS M.H. et LECOQ M. - 1974 - Les voies privilégiées de déplacement du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. En préparation.

FARROW R. - 1972 - Le criquet migrateur africain dans son aire grégarigène principale du Moyen Niger : étude quantitative des populations solitaires dans leurs rapports avec les facteurs du milieu (Résumés des chapitres traduits de l'Anglais). C.O.P.R., Thèse de Ph. D., Université de Reading. AGP : AML/72/10. Thèse soutenue en 1970.

FRAPPA C. - 1938 - Sur l'intérêt des données pluviométriques locales pour la surveillance de *Locusta migratoria capito* Sauss. dans ses aires grégarigènes à Madagascar. Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord, **39**, 268-281.

GERBIER N. - 1973 - Rapport de visite consultative à Madagascar, 26 juillet au 9 août 1972. FAO. UNDP (SF) MML/MET/4.

GILLON Y. - 1973 - Étude écologique quantitative d'un peuplement acridien en milieu herbacé tropical. Thèse.

GRISON P. - 1964 - Recherches introduites récemment en France sur les diagnostics pathogènes et sur les conditions d'utilisation éventuelle de germes entomo-pathogènes à l'égard des Acridiens. Rapport à la FAO.

GUNN D.L. - 1960 - The biological back ground of Locust control. Annu. Rev., **5**, 279-300.

HAMILTON A.G. - 1936 - The relation of humidity and temperature to the development of three species of African Locusts : *Locusta migratoria migratorioides* R. & F., *Schistocerca gregaria* Forsk. and *Nomadacris septemfasciata* Serv. Trans. of the Roy. Entom. Soc. of London, **85**, Londres.

JOYCE R.J.V. - 1952 - L'écologie des Acridiens dans le Centre Est du Soudan, Anti-Locust Bulletin 11.

KENNEDY J.S. - 1962 - La division du travail entre les phases acridiennes. Coll. intern. du CNRS, **114**, 269-298.

KEY K.H.L. - 1950 - A critique on the phase theory of locusts. Quart. Rev. Biol., **25**, 363-407.

LAUNOIS M. - 1972a - Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Souss.) dans la nature. Ann. Zool. - Écol. an., INRA, n° Hors-Série, 55 à 116.

— 1972b - Les pullulations saisonnières du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) à Madagascar. Programme des Nations Unies pour le développement. PNUD (FS) MML/BIO/3.

- 1972c - Suggestions pour la révision de la nomenclature des reproductions successives du criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.
- 1972d - L'année acridienne 1971-72 où l'échec du criquet migrateur à Madagascar. Rapport du Projet PNUD/FAO.70.523, inédit.
- 1973a - Méthodes pratiques d'analyse des populations acridiennes sur le terrain. PNUD (FS) MML/BIO/8.
- 1973b - Le service d'avertissement antiacridien à Madagascar. Conception et réalisation. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523 PNUD (FS) MML/BIO/3.
- 1973c - Interprétation pluviométrique de l'évolution acridienne d'octobre 1972 à mars 1973 dans le Sud et le Sud-Ouest malgache. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.
- 1974a - Modification du nombre d'ovarioles et de tubes séminifères de la descendance du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) par effet de groupement d'adultes solitaires issus de populations naturelles. C.R. Acad. Sc. Paris, **21**, série D (29 avril 1974).
- 1974b - Le rythme de ponte du criquet migrateur malgache dans la nature. En cours de préparation.
- 1974c - Étude comparée du nombre d'ovocytes par ovariole et du nombre de pontes effectuées par le criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans la nature. C.R. Acad. Sc. Paris, (8 juillet 1974) - série D.

LAUNOIS M. et LAUNOIS M.H. - 1972a - La dynamique des populations acridiennes en octobre-novembre 1971 sur deux stations types du plateau de Betioky et du plateau Mahafaly. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.

- 1972b - Le déplacement des populations solitaires du criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.

LAUNOIS M. et LECOQ M. - 1974a - Étude expérimentale de l'activité locomotrice du criquet migrateur malgache dans la nature. En cours de publication.

- 1974b - Influence de la gravidité et du jeûne sur l'activité locomotrice du criquet migrateur malgache (phase solitaire) dans la nature. C.R. Acad. Sc. Paris, (8 juillet 1974) - série D.

LAUNOIS M.H. - 1972a - Influence du conditionnement imaginal sur la reproduction du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* Sauss. en insectarium dans le Sud-Ouest malgache. Ann. Zool. - Écol. an., n° Hors-Série, 117-157.

- 1972b - L'alimentation du criquet migrateur dans le Sud-Ouest malgache (1^{re} partie). PNUD (FS) MML/BIO/4.
- 1973a - L'alimentation du criquet migrateur dans le Sud-Ouest malgache (2^e partie). En cours de publication par la FAO.
- 1973b - Études biologiques : Rapport final d'expert. PNUD (FS) MML/BIO/6.

LE BERRE J.T. 1953 - Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur des Landes (*Locusta migratoria gallica* Rem.). Bull. Biol. Fr. et de Belg., Fasc. 3.

LECOQ M. - 1972a - Contribution à l'étude des déplacements des populations imaginaires de *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans la nature. Ann. Zool. - Écol. an., n° Hors-Série, 225-262.

- 1972b - Les apports de populations solitaires du criquet migrateur sur la plaine de Lavanano au début de la saison des pluies. Étude statistique - Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.
 - 1973a - Les apports de populations solitaires du criquet migrateur malgache sur la plaine côtière de Lavanano. Relation avec les conditions météorologiques. **En cours de publication.**
 - 1973b - La destinée des œufs du criquet migrateur malgache sur la plaine côtière de Lavanano. Importance de la répartition des pluies. **En cours de publication.**
- LOUVEAUX A. - 1972 - Action des facteurs climatiques sur le développement de **Locusta migratoria capito** (Sauss.) à Madagascar sur le plateau de l'Horombe. Ann. Zool. - Écol. an., n° Hors-Série, 189-224.
- MONDCHASKY - 1958 - 1961 - 1962 in DAJOZ R. - 1970 - Précis d'Écologie. Dunod, Paris.
- MÜLLER W. - 1972 - Rapport final d'expert. PNUD (FS) MML/MET/3.
- 1973 - Étude sur les conditions acridoclimatiques moyennes dans le Sud-Ouest de Madagascar. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.
- PASQUIER R. - 1950 - Sur une des causes de la grégarisation chez les Acridiens : la densation. Ann. de l'Inst. Agr. et des Serv. de Rech. et d'Exp. agri. de l'Algérie, Tome 5, Fascicule 9.
- PAULIAN R. - 1961 - Faune de Madagascar XIII. La Zoogéographie de Madagascar et des îles voisines. Publ. de l'IRSM, Tananarive, Tsimbazaza.
- POPOV G.B. - 1959 - Écological studies on oviposition by **Locusta migratoria migratorioïdes** (R & F) in its out break area in the French Sudan. Locusta n° 6.
- RAINEY R.C. - 1962 - Some effects of environmental factors on movements and phase change of locust populations in the field. Coll. intern. du CNRS, 114, 175-199.
- 1963 - Meteorology and the Migration of Desert Locusts. W.M.O., 138, TP 64, (Anti-Locust Mem., 7), 1-115.
- RAVET J. - 1948 - Atlas climatologique de Madagascar. Publication du Service Météorologique de Madagascar, n° 10.
- 1958 - Les pluies à Madagascar et aux Comores. Publication du Service Météorologique de Madagascar, n° 26, 141 pages.
- REAL P. - 1955 - Le cycle annuel du Puceron de l'Arachide (**Aphis leguminosae** Theo.) en Afrique noire Française et son déterminisme. Rev. Path. Veg. Ent. Agr. Fr., 34 (1,2), 1-122.
- 1959 - Le cycle annuel de la Cochenille **Dysmicoccus brevipes** Ckll, vectrice d'un «wilt» de l'ananas en basse Côte d'Ivoire : son déterminisme. Rev. Path. Veg. et Ant. Agr. Fr., 38, n° 1.
- REMAUDIERE G. - 1948 - Sur la résistance des œufs de **Locusta migratoria** L. ssp. **gallica** Rem. au froid et à l'immersion. Rev. Path. Vég., 27, 25-34.
- 1954 - Étude écologique de **Locusta migratoria migratorioïdes** R. et F. (Orth. Acrididae) dans la zone d'inondation du Niger en 1950. Locusta n° 2.
- STRELNIKOV I.D. - 1936 - Effect of solar radiation and the micro climate upon the body temperature and the behaviour of the larvae of **Locusta migratoria** L. Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. URSS, 2.

TETEFORT J.P. - 1953 - La lutte contre les Acridiens (*Locusta migratoria capito*) à Madagascar. Les moyens préventifs et les procédés de lutte utilisés en période d'invasion. Document inédit.

- 1959 - Observations récentes sur le processus de formation des bandes primitives dans la région de l'aire grégarigène du criquet migrateur malgache. Bull. Soc. Phyt. Phytoph., **8**, 191-204.
- 1966 - Facteurs favorisant la grégarisation de *Locusta migratoria capito* (Sauss.) dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. Agronomie Tropicale, Ext. n° 12, 1382-1385.
- 1969 - Les sauterelles migratrices et les Recherches Acridiennes à Madagascar. Ext. du Bulletin de Madagascar. N° , 280-281.

TETEFORT J.P., DECHAPPE P. et RAKOTOHARISON J.M. - 1966 - Étude des migrations du criquet migrateur malgache *Locusta migratoria capito* (Souss.) dans sa phase solitaire. Agronomie Tropicale, Ext. n° 12, 1389-1397.

TETEFORT J.P. et MULLER W., 1972 - Le criquet migrateur malgache dans le Sud de Madagascar. Étude préliminaire bioclimatique. PNUD (FS) MML/MET/2.

TETEFORT J.P. et WINTREBERT D. - 1963 - Éléments d'Acridologie pratique à Madagascar. Agron. trop., 876-932.

- 1966 - Effets édaphiques et biotiques de l'inversion pluviométrique des saisons, important facteur de pullulation des acridiens migrants dans le Sud-Ouest Malgache. L'Agronomie Tropicale. Ext. du n° 12.

UVAROV B.P. - 1921 - A revision of the genus *Locusta* L. (*Pachytylus* Fiel.) with a new theory as to periodicity and migrations of locusts. Bull. of Entomol. Res., **12**, London.

- 1928 - Locusts and Grasshoppers. A Handbook for their Study and Control. The Imperial Bureau of Entomology. London.
- 1966 - Grasshoppers and Locusts, Vol. 1, Cambridge University Press.

VERDIER M. - 1957 - Observations sur la transmission par l'œuf des caractères phasaires chez *Locusta migratoria migratorioïdes* R. et F. (Ronéotypé). 3e Congr. Uni. int. Étud. Insectes Sociaux.

- 1967 - Deux contributions sur l'effet du facteur photopériodique dans le développement du criquet migrateur vers sa limite Nord-Ouest. Thèse, 3 parties.
- 1970a - The different life cycles in *Locusta* in relation to climatic and genetic diversity. Proc. Int. Study Conf. current and Future Problems of Acridology. London.
- 1970b - Diapause embryonnaire de *Locusta* de basses latitudes : influence de l'âge des parents et de la photopériode. C. R. Acad. Sc. Paris, **270**, 148-151.

VOLKONSKY M.A. - 1938 - Sur la photo akinèse des acridiens. Arch. Inst. Pasteur Alger, **17**, 194-220.

WINTREBERT D. - 1970 - Identité, écologie et comportement du criquet migrateur dans le Sud-Ouest malgache, thèse publiée en 1972. Ann. Soc. Ent. France, **6**, 35-152.

- 1972 - Rapport final d'expert. FAO/PNUD (FS) AML/BIO/1.

- 1973 - Quelques observations acridologiques dans le Centre, l'Ouest et le Nord-Ouest de Madagascar. Rapport du Projet PNUD/FAO.MAG.70.523, inédit.

ZOLOTAREVSKY B.N. - 1930 - Le criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* Sauss.) à Madagascar. Ann. Epiph., **15**, 185-240.

- 1933 - Contribution à l'étude biologique du criquet migrateur (*Locusta migratoria capito* Sauss.) dans ses foyers permanents. Ann. Epiph., **19**, 47-142.

ANNEXE I

Justification de la notion d'optimum pluviométrique à partir d'une étude du bilan hydrique du sol

(Communication personnelle de GERBIER, N.)

La teneur en eau du sol a une influence déterminante sur le criquet migrateur, soit directement sur l'hydratation de l'œuf, soit indirectement sur la végétation qu'il consomme à l'état larvaire et à l'état imaginal. La réserve en eau disponible du sol se décompose en deux parties distinctes vis-à-vis des espèces végétales :

- une réserve facilement utilisable,
- une réserve de survie.

La proportion relative de ces deux parties dépend de la nature du sol et des capacités d'extraction hydrique des plantes.

A la fin d'une période donnée, la réserve en eau disponible du sol est égale à la réserve en eau du début de la période additionnée des précipitations éventuelles dont on retranche les pertes par évapotranspiration réelle.

Lorsque la réserve en eau utile est supérieure à la réserve de survie, l'évapotranspiration réelle (ETR) tend à devenir maximale (ETR_m) (faible régulation stomatique) et approche de la valeur de l'évapotranspiration potentielle (ETP) si le tapis végétal est étendu et couvre bien le sol ($ETR = \rho ETP$, ρ est un coefficient agrobotanique à déterminer. Il varie entre 0,9 et 1 en fonction des caractéristiques végétales). L'ETP est mesurée ou calculée par une formule appropriée en fonction des données disponibles et de la précision requise (formules de THORNTHWAITE, TURC, PENMAN, PICHE corrigé (BOUCHET) d'après BROCHET P. et GERBIER N., 1968). Dans ces conditions, la production de matière sèche par la végétation augmente.

Si la réserve en eau facilement utilisable est inférieure à la réserve de survie, la plante ralentit ses échanges d'eau avec l'atmosphère et l'évapotranspiration réelle est très inférieure à la demande climatique. A la limite, il n'y a plus de production de matière sèche possible. Pour calculer l'ETR, il faut déterminer le coefficient de proportionnalité (λ) avec l'ETR_m et donc avec l'ETP. A titre d'indication, l'évaporation d'un sol nu correspond en général à la moitié de l'ETP.

Pour que la végétation reste turgescente et donc soit dans des conditions hydriques optimales, il faut que les apports d'eau par les pluies compensent au moins les pertes par évapotranspiration pour que la réserve utile du sol reste constamment favorable. On peut admettre qu'en pays tropical, chaud, semi-aride et aride, la demande climatique est de l'ordre de 4 mm d'eau par jour, ce qui exigerait environ 120 mm de pluies par mois, pour en compenser les effets. En réalité, l'ETR est inférieur à l'ETP, ce qui ramène le seuil pluviométrique de végétation aux alentours de 90 mm.

L'application de cette méthode en conditions réelles suppose connus :

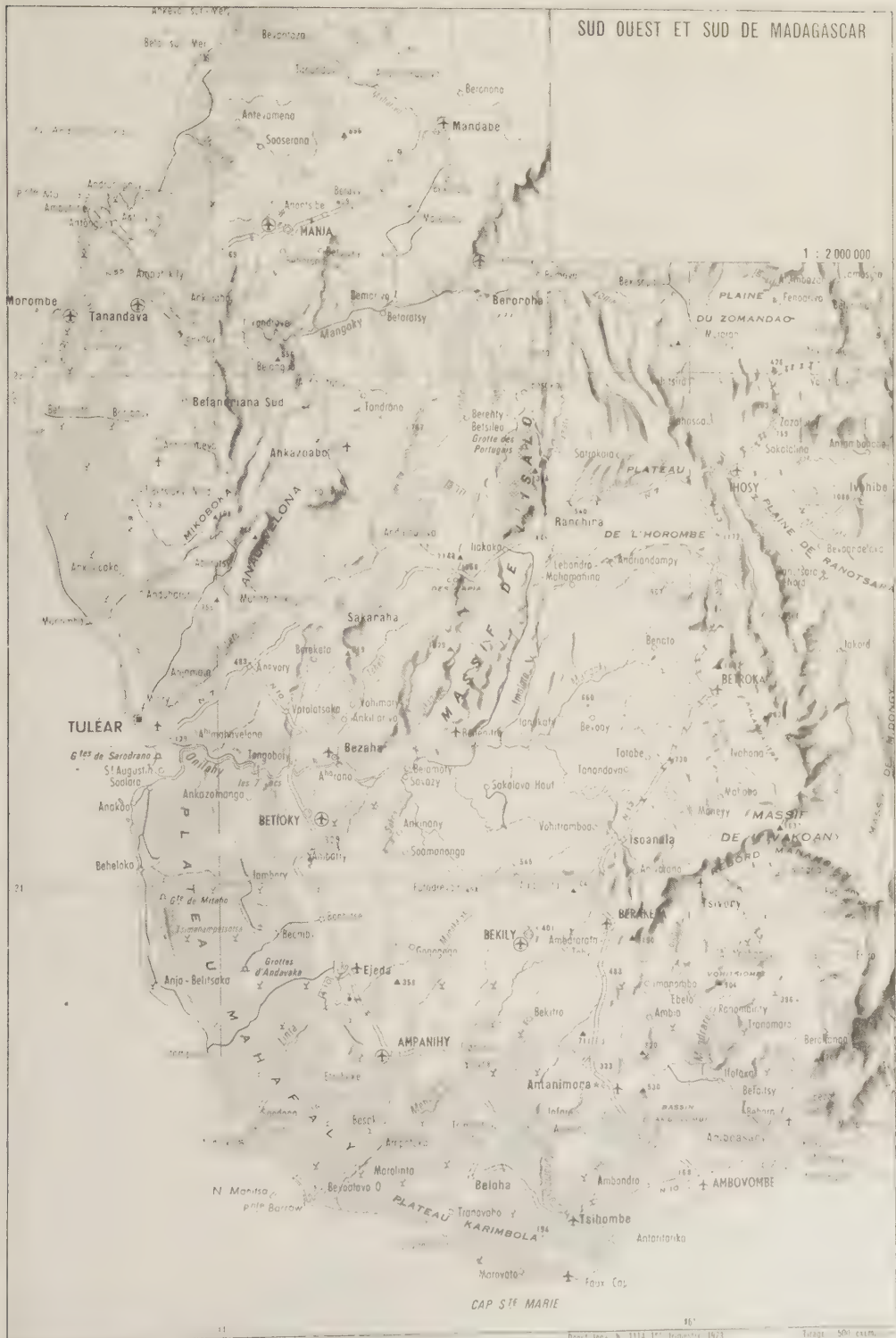
- les paramètres climatiques nécessaires au calcul de l'ETP (plus le nombre de paramètres pris en considération est élevé, meilleure est la précision de l'estimation),
- la réserve en eau utile et la réserve de survie pour les œufs dans la tranche de sol correspondante et pour les racines de la végétation consommée par le criquet migrateur en forme épiquée,

- la nature des sols et leur capacité de rétention en eau disponible,
- les capacités de régulations des échanges d'eau entre le sol et l'air en fonction de la nature du couvert végétal,
- l'efficacité réelle des pluies sur l'imprégnation du sol en eau en tenant compte des phénomènes de drainage.

La justification de l'optimum pluviométrique en considérant les pluies comme principale source d'approvisionnement du sol en eau pour maintenir un bilan hydrique favorable au développement des œufs et au maintien de la turgescence de la végétation est très importante à considérer surtout pour des périodes courtes de l'ordre de 5 à 7 jours. Ce principe sera repris par DURANTON J.F. (1974, en préparation) pour une étude comparée entre la phénologie des espèces végétales et le bilan hydrique des sols dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar.

ANNEXE II

Carte toponymique au 1/2.000.000e du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar (I.G.N.).



ANNEXE III

Liste des régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar indiquées dans la figure 24, d'après DURANTON J.F. (1973).

1.	Le couloir de Befandriana.	
1.1.	La plaine de Befandriana.	001
1.1.1.	 La bordure Ouest.	002
1.1.2.	 La zone médiane.	003
1.2.	La zone Sud.	
1.2.1.	 Le Plateau de Beravy.	004
1.2.2.	 Le piedmont du Plateau de Beravy.	005
1.2.3.	 La vallée de l'Androla.	006
1.2.4.	 La bordure de la Forêt de Mikea.	007
1.2.5.	 La plaine d'Ankaraobato.	008
1.2.6.	 La basse vallée de la Manombo.	009
2.	Le massif de l'Analavelona (S.I.).	
2.1.	Les cuestas du Nord.	
2.1.1.	 La cuesta de la Sikily.	010
2.1.2.	 La vallée de la Sikily.	011
2.1.3.	 La cuesta de l'Ampataka.	012
2.2.	Le massif du Mikoboka.	013
2.3.	Le plateau de Mangetaheta.	014
2.4.	Le massif de l'Analavelona (s.s.)	015
2.5.	Les plateformes sableuses (Herea et autres).	016
2.6.	Le massif de l'Ankaranga.	017
2.7.	Le bassin versant de la Mamakiala.	018
3.	Les plaines et les plateaux du Sud du Mangoky.	
3.1.	La plaine d'Andranomafana.	019
3.2.	La surface structurale de Tandrano-Ankazoabo.	
3.2.1.	 La partie occidentale.	020
3.2.2.	 La zone centrale : le plateau de Tandrano-Ankazoabo.	021
3.2.3.	 La partie orientale : le versant Ouest des côtes du Lambosina.	022
3.2.4.	 Les rives Sud du Mangoky.	
3.2.4.1.	 La partie Ouest	023
3.2.4.2.	 La partie centrale	024
4.	L'Isalo.	
4.1.	Le massif ruiniforme.	
4.1.1.	 Le massif Nord.	025
4.1.2.	 Le massif Sud.	026
4.2.	Les plaines du Nord.	
4.2.1.	 Les rives Sud du Mangoky : partie Est.	027
4.2.2.	 La plaine de Iloto.	028
4.2.3.	 La plaine de Berenty-Betsileo.	029
4.2.4.	 Le versant Est des côtes du Lambozy.	029bis
4.3.	Le piedmont Ouest.	
4.3.1.	 Les forêts.	030
4.3.2.	 Les steppes	
4.3.2.1.	 Les steppes centrales.	031
4.3.2.2.	 Les steppes du Sud-Ouest.	032
4.3.2.3.	 L'interfluve Sakondry-Taheza.	033

4.4.	Le piedmont Est.	
4.4.1.	 La partie Nord.	034
4.4.2.	 La partie Sud.	035
5.	Le couloir de Sakaraha.	
5.1.	Les collines marneuses.	036
5.2.	Le versant Est de la Vallée de l'Ilovo.	037
5.3.	La moyenne vallée du Fiherenana.	038
5.4.	Le Plateau de Vineta.	039
5.5.	La vallée de la Sakondry.	
5.5.1.	 La haute vallée.	040
5.5.2.	 La basse vallée.	041
6.	L'Horombe.	
6.1.	Le Nord-Horombe	042
6.2.	L'Est-Horombe.	043
6.3.	Le Centre-Horombe.	044
6.4.	L'Ouest-Horombe.	045
6.5.	Le Centre-Ouest-Horombe.	046
7.	Le Cirque Manambien.	
7.1.	Le Nord-Ouest : Tsivory.	047
7.2.	Le Nord-Est : Babaria.	048
7.3.	L'Est : Mahafaly.	049
7.4.	Le Sud-Est : Tranomaro.	050
7.5.	Le fossé d'Ebelo.	051
7.6.	Le bush du Centre et du Sud.	052
7.7.	L'Ouest : Imanombo.	053
7.8.	Le Sud-Ouest : Vohitsava.	054
8.	Le plateau de Betioky.	
8.1.	Le Plateau de Betioky (s.s.)	055
8.2.	Les cuestas du rebord du plateau Mahafaly.	056
8.3.	Le plateau de Vohitsara.	057
9.	Les cuestas de la Sakamena et de la Sakoa.	058
10.	La pénéplaine de Bekily-Fotadrevo.	
10.1.	La pénéplaine de Bekily-Fotadrevo (s.s.)	
10.1.1.	 La partie Nord	
10.1.1.1.	 La plaine de Soamanonga - Fotadrevo.	059
10.1.1.2.	 Le Sud des couloirs de déplacements.	060
10.1.1.3.	 Le plateau de Vohimena.	061
10.1.2.	 La partie Sud.	
10.1.2.1.	 L'Ouest-Centre : Linta.	062
10.1.2.2.	 L'Est-Centre : Bekitro.	063
10.1.3.	 Le couloir de Beraketa.	064
10.2.	Les zones de transition Sud.	
10.2.1.	 La zone Sud-Ouest : Ampanihy.	065
10.2.2.	 La zone Sud-Est : Jafaro.	066
11.	Le Plateau Mahafaly.	
11.1.	Les clairières de la zone Nord-Est.	

11.1.1.		Les clairières d'Ankazomanga.	067
11.1.2.		Les clairières du Nord.	068
11.1.3.		La cuvette d'Ilempo.	069
11.1.4.		Le complexe Beomby-Ankalirano-Ilovo-Somory.	070
11.1.5.		Les microclairières du Sud.	071
11.1.6.		Les clairières à Cenchrus ciliaris.	072
11.2.		Les clairières de l'arc périphérique interne.	
11.2.1.		La zone Nord.	073
11.2.3.		La zone Sud.	074
11.3.		Le bush.	074bis
12.		La plaine côtière Mahafaly.	
12.1.		Soalara.	075
12.2.		Anakao.	076
12.3.		Ankilimivony.	077
12.4.		Beheloka.	078
12.5.		Efoetsy.	079
12.6.		Vatomasifitsy.	080
12.7.		Antanandranto.	081
12.8.		Anja-Vohombe.	082
12.9.		Itampolo.	083
12.10.		Besasavy-Nisoa.	084
12.11.		Androka-Saodona.	085
12.12.		Nord Saodona.	086
12.13.		Lintsa.	087
12.14.		Iampasy-Bemintsy.	088
12.15.		Bevoalavo-Ouest.	089
13.		Le Pays Karimbola.	
13.1.		Le plateau de Lovokarefo.	090
13.2.		Le Pays Karimbola (s.s.)	
13.2.1.		La dépression de Beloha.	091
13.2.2.		Le Plateau Karimbola.	092
13.2.3.1.		La plaine de Tsivaha.	093
13.2.3.2.		La plaine de Lavanono.	094
14.		Le Pays Antandroy.	
14.1.		L'arrière-pays.	095
14.2.		La plaine côtière Antandroy (s.l.)	
14.2.1.		La plaine côtière Antandroy (s.s.)	096
14.2.2.		La plaine Karimbola Est.	097
15.		La basse vallée du Mangoky.	098
16.		La plaine de Tuléar.	099
17.		La Vallée de l'Onilahy.	
17.1.		La haute vallée.	100
17.2.		La basse vallée.	
18.		La vallée du Mandrare.	102

19.	La forêt des Mikea.	
19.1.	Le bassin du Namonta.	103
19.2.	La forêt des Mikea (s.l.)	104
19.3.	Le bush d'Ifata.	105
20.	Le plateau de Belamotra.	106
21.	Les massifs montagneux de l'Est.	107

Réalisé par les Ateliers HECK S.A.
54, rue Washington
94210 LA VARENNE - FRANCE
Tél. 283-84-98
4e Tr. 1974

